

BIBLIOTECA UCM



5306063879

T 598.2
BAR
est

**UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID
FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA ANIMAL I
(ZOOLOGÍA DE VERTEBRADOS)**

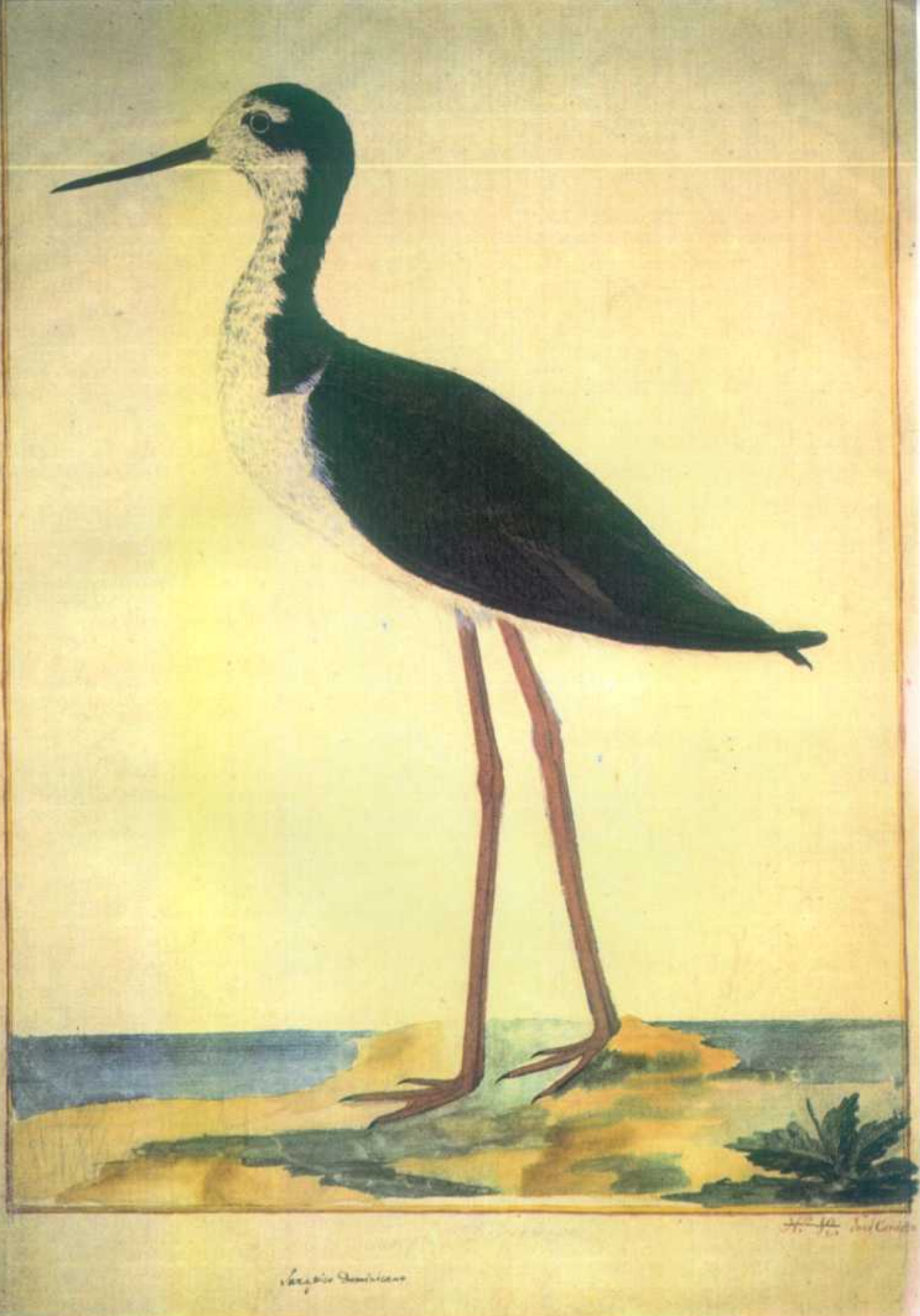
**ESTUDIO ECOMORFOLOGICO DE LAS AVES LIMICOLAS
(AVES: CHARADRII)
MODIFICACIONES ADAPTATIVAS RELACIONADAS CON
LA BUSQUEDA DEL ALIMENTO**



R. 22.250

ANDRES BARBOSA ALCON

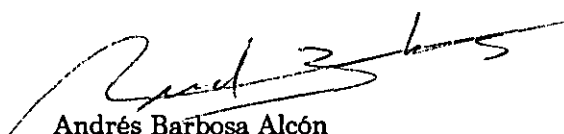
Febrero 1994



77. Sarapico Dominicano / José Cardero. -- [1789-1794]. -- Dibujo sobre papel; acuarela sepia y de colores
-- 45,5 X 34,5 cm. -- Expedición Malaspina. -- M.N., ms. 1725(84).

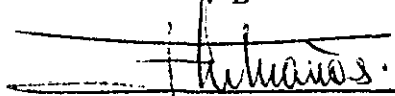
**Memoria presentada por Andrés Barbosa Alcón para optar al
grado de Doctor en Ciencias Biológicas. Dirigida por la
Doctora Eulalia Moreno Mañas, Colaborador Científico del
Consejo Superior de Investigaciones Científicas.**

Firmado:



Andrés Barbosa Alcón

VºBº



Eulalia Moreno Mañas

A Laura, Belén y a mis padres y hermanos

**¿Llegará el futuro...
¿Deberíamos mirar hacia adelante?
¿Es esa luz que vemos en el cielo una
de aquellas que se apagará pronto?
Es escalofriante contemplar el ideal,
perdido en las profundidades, pequeño,
aislado, minúsculo, brillante, pero
amenazado por todos los lados por las
fuerzas oscuras que lo rodean;
sin embargo, no está en peligro más que
una estrella en las mandíbulas de las nubes.**

VICTOR HUGO

AGRADECIMIENTOS

Culminar esta tesis no habría sido posible sin la inestimable ayuda que Lali Moreno me ha prestado a lo largo de estos años, en multitud de apasionantes discusiones acerca de cuestiones científicas y de otra índole. Su apoyo, a todos los niveles, ha resultado crucial para el buen término de este proyecto que se gestó (¡como no!) entre huesos de aves.

Los comentarios efectuados por Luisma Carrascal referentes a la propia tesis y más especialmente a otros trabajos contribuyeron en gran medida a mi formación científica. Pero más allá de lo relacionado con cuestiones técnicas, el compartir con él en estos años muchos momentos en el museo y en El Ventorrillo, ha significado mucho para mí.

La compartición de muchas horas de conversación, cafés, cervezas etc. especialmente con Jesús, Jose, Pilar, Luismi, Julio, Rosa y Santi, influyeron en el desarrollo de este trabajo.

Deseo también mostrar mi agradecimiento a los investigadores del departamento de Ecología Evolutiva que siempre han atendido a cualquiera de mis peticiones de ayuda. Juan Carlos Alonso admitió el proyecto de tesis en su proyecto Estrategias alimentarias en aves DGICYT PB0870389 siendo esto de

gran importancia para su conclusión.

La dirección y el personal del Museo Nacional de Ciencias Naturales me prestó toda su ayuda y colaboración, vaya a ellos mi agradecimiento.

La dirección y los servicios del Parque Natural del Delta del Ebro me dieron la autorización necesaria y me prestaron su ayuda para poder realizar allí el trabajo de campo.

Quiero recordar y agradecer asimismo, a las personas del Departamento de Biología Animal I (Cátedra de Vertebrados), las facilidades que me dieron en los comienzos de este proyecto para que pudiera utilizar sus instalaciones. Entre ellas, Tomás Santos me prestó ayuda para solventar las trabas burocráticas que siempre surgen.

Prácticamente la mitad de la tesis se ha basado en material procedente de colecciones. Muchas personas, encargadas de dichas colecciones, han contribuido con su ayuda a que este trabajo se pudiera realizar. A todas ellas, muchas gracias.

Quiero agradecer a mis padres la oportunidad que me dieron con sus esfuerzos de poder alcanzar lo que realmente quería, ¡ser biólogo!

A lo largo de estos años, una persona (y más tarde otra) han tenido que aguantar muchas de mis historias (e histerias) y de las historias que acompaña la cotidianidad de este trabajo, y han tenido que compartir su tiempo con el de semanas de trabajo de campo, muchas horas de trabajo en fines de semana,

vacaciones, etc. Sin su apoyo y los momentos que he compartido con ellas, nada de esto hubiera sido igual. A vosotras, Laura y Belén, muchas gracias.

Quiero darle las gracias a Pedro Luis, quien me introdujo en el mundo de la ornitología hace ya quince años y con quien compartí mis primeros pasos dentro él.

Deseo hacer una mención especial para José Luis Telleria, quien propició mis inicios en la investigación e influyó en gran medida en que haya llegado hasta aquí.

Esta tesis doctoral se ha llevado a cabo gracias a una beca predoctoral CAM-CSIC-MNCN. Caja Madrid y el British Council financiaron parte del trabajo.

INDICE

1.-Introducción	1
2.- Morfología	10
2.1.- Morfología esquelética: Patrones y evolución .	10
2.1.1.- Material y Métodos	10
2.1.2.- Resultados	18
2.2.- Morfología muscular	35
2.2.1.- Material y Métodos	35
2.2.2.- Resultados	41
3.- Ecología	85
3.1.- Area de estudio	85
3.2.- Patrones de búsqueda del alimento, locomoción, selección de hábitat y microhábitat.....	88
3.2.1.- Material y Métodos	88
3.2.2.- Resultados de comportamiento: Patrones de búsqueda del alimento y locomoción..	94
3.2.3.- Resultados de ecología: Selección de hábitat y microhábitat	103
4.- Ecomorfología	109
4.1.- Material y Métodos	109
4.2.- Resultados	115
5.- Discusión	125
5.1.- Morfología y conducta	126
5.2.- Morfología y hábitat	136
6.- Bibliografía	144
7.- Conclusiones	165

1.- INTRODUCCION

Podríamos definir Ecomorfología como la ciencia que se ocupa de poner de manifiesto las relaciones funcionales entre el diseño morfológico de un organismo y su ecología, y aunque como disciplina biológica se consolida en la década de los setenta (s. XX), puede considerarse que sus orígenes se sitúan aproximadamente un siglo antes.

Cuando en 1859 Darwin publica su "Origen de las especies" destaca en varias ocasiones los "...numerosos ejemplos de semejanzas sorprendentes, en seres completamente distintos, entre órganos o partes determinados, que se han adaptado a las mismas funciones". Probablemente sin ser consciente de ello, estaba enunciando las primeras hipótesis ecomorfológicas.

La verificación de hipótesis ecomorfológicas no es más que la demostración del carácter adaptativo de determinados rasgos morfológicos. Durante la primera mitad de este siglo fueron numerosos los autores (e. g. Burt, 1930; Böker, 1935, 1937; Engels, 1940; Richardson, 1942; Storer, 1945; Van der Klaauw, 1948) cuya investigación se dirigió precisamente a esto: poner de manifiesto adaptaciones morfológicas.

Un papel importantísimo en el establecimiento de las bases sobre las que descansa en la actualidad la ciencia ecomorfológica fue desempeñado por Bock & Von Wahlert, quienes en 1965 publicaron lo que puede considerarse el primer trabajo

teórico sobre ecomorfología, y el comienzo de la aplicación del método moderno al estudio de las adaptaciones biológicas. En dicho trabajo definieron y diferenciaron dos términos fundamentales: función (cómo actúa una estructura) y papel biológico (cómo una estructura es usada por un organismo bajo una determinada presión de selección). Los estudios ecomorfológicos no deben pretender solamente encontrar relaciones entre "forma" de una estructura y "función" de esa estructura, sino entre su "forma" y su "papel biológico". Un buen ejemplo de la importancia de esta diferenciación podría constituirlo las glándulas supraorbitales de las aves limícolas. Su función es la de excretar sal, mientras que su papel biológico es el de regular el equilibrio hídrico en especies que están sometidas a regímenes salinos distintos y/o variables en el tiempo. La función de estas glándulas es la misma en todas las especies, pero su papel biológico varía interespecíficamente en función del grado de salinidad del medio en que mayoritariamente vive cada especie (Barbosa, en preparación).

Muchos han sido los trabajos ecomorfológicos publicados durante los setenta y ochenta (e. g. Williams, 1972; Karr & James, 1975; Ricklefs & Cox, 1977; Leisler, 1980; Wiens & Rotenberry, 1980; Niemi, 1985; MacNally & Doolan, 1986; Pianka, 1986; Carrascal et al., 1989). En general todos han

pretendido poner de manifiesto, aceptando el axioma de que morfología y ecología están relacionadas, el valor predictivo que el diseño de un organismo tiene de su ecología.

Volviendo de nuevo a Darwin, éste exponía en su "Origen de las especies": "...es necesario comprender la importantísima diferencia que existe entre las afinidades reales y las semejanzas analógicas o de adaptación". Con "afinidades reales" se refiere el autor a aquellas que nos están indicando genealogía. Si los estudios ecomorfológicos pretenden demostrar "adaptación" no deberían perder de vista la posibilidad de que semejanzas en morfologías puedan ser debidas a historia común.

La necesidad de encuadrar los estudios ecomorfológicos en un contexto evolutivo ha sido sólo recientemente puesta de manifiesto (Lauder, 1990, 1991; Losos, 1990a, 1990b; Wikramanayake, 1990; Wainwright, 1991; Winemiller, 1991; Moreno & Carrascal 1993, 1994), y el desarrollo de métodos estadísticos que eliminen el efecto de la no independencia estadística de las especies filogenéticamente emparentadas (ver revisión en Harvey & Pagel, 1991) ha facilitado la inclusión de esta componente evolutiva en dichos estudios ecomorfológicos. Además, recientemente se ha puesto de manifiesto que su no inclusión en un marco filogenético

apropiado puede llevar a la obtención de patrones ecomorfológicos espurios (Losos, 1990b).

Esta tesis pretende ser un estudio ecomorfológico cuya hipótesis de partida presupone que las diferencias interespecíficas observadas en el diseño morfológico se traducirán en diferencias en variables ecológicas y/o de comportamiento, como consecuencia de la interacción de dicho diseño con el ambiente, vía capacidad de ejecución de determinadas funciones (performance). Este trabajo se incluye, además, en un contexto evolutivo, dada la necesidad de 1) eliminar el efecto de "semejanzas" debidas a antecesor común y 2) demostrar la existencia de evolución simultánea (coevolución) entre cambio de "forma" y cambio de "función".

Para seleccionar las variables eco-etológicas a analizar se recurrió a información bibliográfica, eligiendo aquellas que, a priori, auguraran buenas expectativas en los resultados. La conducta de búsqueda del alimento y el uso del hábitat parecían idóneas para un trabajo como el que pretendíamos abordar. La importancia de la obtención de recursos alimenticios para la vida del individuo permitía presuponer la existencia de una variabilidad morfológica que reflejara las distintas presiones selectivas a las que estarían o habrían estado sometidas las especies a lo largo de su historia evolutiva. En las aves, la forma del pico y la de

las extremidades se ha demostrado que están relacionadas con la conducta de búsqueda del alimento así como con el uso del hábitat (Spring, 1965; Bock, 1966; Morse, 1971; James, 1982; Hespenheide, 1973; Lederer, 1984; Moreno, 1991; Woodall, 1991; Moreno & Carrascal, 1993, 1994). Se pretendía, por tanto, encontrar patrones ecomorfológicos que relacionaran conducta de búsqueda del alimento y morfología (pico y extremidades posteriores) de las especies implicadas.

Un estudio ecomorfológico para ser adecuadamente abordado y tener probabilidades de éxito en sus resultados requiere de un grupo que haya radiado extensamente produciendo especies que difieran en morfología, ecología y/o conducta, y del que estén bien establecidas sus relaciones filogenéticas. El Suborden Charadrii (sensu Sybley & Ahlquist, 1990) reúne, a nuestro juicio, estos requerimientos. Las aves limícolas presentan una gran diversidad específica (en la actualidad se reconocen 214 especies) que va acompañada de gran variabilidad morfológica en distintos sistemas (sistema alimentario: Burton, 1974; Barbosa, 1989; 1990, 1991; sistema locomotor: Wortmann, 1972; Barbosa, 1991, 1993a). Igualmente se ha demostrado que presentan una gran variedad en los métodos de búsqueda del alimento (Baker & Baker, 1973; Pienkowski, 1983; Metcalfe, 1985; Hamilton, 1975; Whitfield, 1990; Barbosa, 1994). Sus relaciones filogenéticas han sido recientemente

establecidas mediante análisis de hibridación de ADN (Sibley & Ahlquist, 1990). Todo ello hace de estas aves un grupo apropiado sobre el que verificar hipótesis ecomorfológicas con el fin de determinar si las diferencias morfológicas observadas constituyen o no modificaciones adaptativas consecuencia de un proceso evolutivo (adaptación).

Una vez elegido el grupo de estudio quedaba por seleccionar las especies en él implicadas. Lo ideal era incluir todas las especies del grupo monofilético seleccionado. De entre ellas, y por motivos obvios, se eliminaron las no españolas (1ª restricción). Pero no todas estuvieron a nuestro alcance a la hora de tomar datos de su ecología (2ª restricción). Además, la disponibilidad de ejemplares de colección en los distintos museos del mundo a los que se ha tenido acceso no fue siempre la deseada (3ª restricción). Por tanto, las especies que se han estudiado han sido aquellas que han pasado estos tres filtros, es decir, aquéllas para las cuales se ha obtenido el suficiente tamaño de muestra, tanto en los datos ecológicos como morfológicos, que permitiera realizar los análisis estadísticos apropiados. En total se han estudiado 17 especies de limícolas. Este número, aunque ha sido suficiente a la hora de establecer los patrones ecomorfológicos relacionados con la conducta de búsqueda del alimento, se ha revelado insuficiente a la hora

de realizar algunos análisis encaminados a valorar la tasa de cambio evolutivo de determinados caracteres (véase apartado 2.1.1).

La presente tesis investiga, pues, la existencia o no de patrones ecomorfológicos que relacionen la conducta de búsqueda del alimento y el uso del hábitat con la morfología del pico y de las extremidades posteriores (como determinantes del modo de locomoción) en 17 especies que forman parte de la comunidad de aves limícolas del Delta del Ebro.

Considerando: 1) que las variables morfológicas incluidas en cualquier estudio ecomorfológico deben formar parte de sistemas funcionales y, por tanto, ser tratadas conjuntamente como partes integrantes de dichos sistemas (Leisler & Winkler, 1985), y 2) que el conocimiento de la morfología funcional del sistema de estudio es imprescindible en los estudios ecomorfológicos (Bock, 1990; Emerson, 1991), este trabajo pretende verificar las siguientes predicciones, teniendo en cuenta los cambio de función asociados a los cambios de forma y la filogenia de las especies:

- 1) La longitud del pico estará relacionada con la profundidad de alimentación, de tal modo que especies con picos más largos se alimentarán preferentemente a mayores profundidades.

- 2) En conexión con la predicción anterior, sería esperable que las especies con picos más largos utilizaran como método de captura de las presas una técnica táctil (sondeo) frente a un método visual (picoteo) que debería ser mayoritariamente utilizado por especies de picos cortos.
- 3) La longitud de las patas estará relacionada con la profundidad de alimentación, de forma que las especies de patas más largas utilizarán más frecuentemente lugares de mayor profundidad para la obtención del alimento.
- 4) Partiendo de criterios de optimización, se predecirá que la velocidad de locomoción durante la búsqueda del alimento no debería diferir interespecíficamente una vez eliminado el efecto del tamaño. Considerando que la velocidad viene definida por la relación espacio/tiempo, las especies adoptarán diferentes estrategias en relación a dichos parámetros (modificación del espacio tomado como longitud de zancada; modificación del tiempo tomado como frecuencia de zancada) en función de su morfología. Gatesy & Biewener (1992) han señalado la relación entre la longitud de la extremidad posterior y la longitud de la zancada en animales con locomoción bípeda, de forma que las especies con las patas más largas darán pasos de mayor longitud. Por otra parte, Sukhanov (1968) y Marsh (1988) han demostrado que la frecuencia de la zancada está determinada por

factores fisiológicos y biomecánicos relacionados con la musculatura. De esta forma, una mayor velocidad de contracción muscular estará directamente relacionada con la frecuencia de la zancada.

- 5) Fry (1947), Bennett (1985, 1989) y Walton (1993) han establecido que el factor limitante de la capacidad de resistencia durante la locomoción de un animal es la capacidad máxima de metabolismo aeróbico. Considerando que las estrategias de búsqueda del alimento continua o al acecho se diferencian por el tiempo en que la locomoción es mantenida, afectando por tanto a la resistencia del animal, la morfología de la extremidad posterior no estará relacionada con este tipo de estrategias.

2.- MORFOLOGIA

2.1.- MORFOLOGIA ESQUELETICA: PATRONES Y EVOLUCION

2.1.1.- MATERIAL Y METODOS

Para la realización del estudio morfométrico se midieron 350 esqueletos y 138 pieles de individuos adultos procedentes de diversas colecciones de museos (Cátedra de Vertebrados, Facultad de Biología, Universidad Complutense, Madrid; Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, Madrid; Institut d'Estudis Avançats de les Illes Balears, CSIC, Palma de Mallorca; Estación Biológica de Doñana, Sevilla; Laboratorio de Arqueozoología, Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma, Madrid; Unidad de Zoología Aplicada, Madrid; Museo de Ciencias Naturales, Tenerife; British Museum Natural History (Subdepartment of Ornithology), Tring; Zoologisk Museum, Copenhagen; Institut für Haustierkunde, Kiel; Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn; Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Bruselas). Las especies y el número de individuos medidos se muestran en la Tabla 1.

A pesar de que las aves limícolas exhiben un marcado dimorfismo sexual en el tamaño (Jehl & Murray, 1986; Jönsson & Alerstan, 1990), se ha optado por analizar los datos en conjunto, dado que la mayor parte de los ejemplares medidos carecían de esta información. De otra forma, tanto el tamaño

ESPECIE	PERO	LONG. PICO	ALT. PICO	ANCH. PICO	LONG. FEMUR	LONG. TIBIOT.	ANG. TIBIOT.	LONG. BIFRAC.	ANCH. ANTITR.	LONG. NALLUS.	LONG. REDOIII	LONG. REDOIII	LONG. REDOIV	LONG. CLAVICULA SUPRACRITIAL	ANCH. CLAVICULA SUPRACRITIAL	
		n	x	se	n	x	se	n	x	se	n	x	se	n	x	se
V. VARELLUS	217.5	40	37.91	1.21	18	6.57	0.30	43	8.14	0.59	39	39.94	1.21	39	70.27	1.98
CH. ALEXANDRINUS	44.8	9	23.33	0.78	7	3.62	0.19	9	5.43	0.29	8	20.83	0.53	9	41.91	0.89
CH. HIATICOLA	84.8	19	19.88	1.25	11	4.74	0.25	19	5.63	0.39	20	22.99	1.10	20	43.34	1.49
P. SQUATROLA	266.0	21	35.23	1.67	17	6.55	0.55	20	8.32	0.62	20	36.91	1.14	21	70.34	1.75
H. OBSTACULUS	561.5	13	75.68	5.54	17	8.98	0.87	17	13.18	0.87	18	47.03	1.75	19	81.74	2.98
R. AVOSSETIA	304.5	5	80.79	8.10	3	4.87	0.20	4	10.14	0.41	8	36.99	0.94	5	108.9	5.47
H. HIRANTOPUS	207.5	6	71.01	4.21	5	4.33	0.12	8	7.69	0.39	8	34.77	1.57	9	131.5	10.2
G. GALLINADO	112.0	24	74.45	2.62	14	6.98	0.32	25	7.28	0.41	24	31.65	0.81	24	93.49	1.84
L. LINDA	298.0	8	109.2	5.29	4	5.58	0.29	7	9.60	0.53	7	42.93	1.82	7	98.73	3.45
S. LAPONICA	211.5	12	92.56	13.6	14	8.29	0.71	15	9.53	0.65	20	99.18	2.57	19	76.78	4.58
T. EPYTHOPUS	159.5	4	46.39	3.10	8	1.80	1.14	9	6.83	0.52	5	33.29	0.70	5	78.03	3.10
T. TOTAPUS	140.0	23	69.36	2.90	16	4.56	0.32	22	4.41	0.58	24	21.10	1.32	23	64.90	2.99
A. INTERPRES	110.0	17	26.48	2.19	15	5.60	0.43	18	6.60	0.23	19	28.84	2.32	19	46.34	1.02
P. PUGNAR	151.0	12	42.09	3.15	10	5.56	0.35	12	4.37	0.87	14	33.42	4.25	14	69.13	7.32
C. ALBA	80.8	7	31.78	0.89	2	4.75	0.18	7	5.17	0.36	9	22.58	1.24	8	41.50	1.56
C. NIPOTA	22.5	4	26.13	3.23	2	3.77	0.45	4	4.14	0.35	5	17.68	1.15	5	36.52	1.32
C. ALPINA	48.3	38	38.45	2.77	26	4.94	0.30	42	5.23	0.56	46	21.42	0.81	43	43.52	1.46

Tabla 1.- Valores de las variables biométricas estudiadas. n (tamaño muestral), x (media), se (error estándar).

de muestra como el número de especies habría disminuido enormemente. No obstante, se hizo un análisis con los escasos datos de que disponíamos distribuidos por sexos y se observó que en general, no existen mayores diferencias entre sexos que las encontradas entre las especies.

Todas las medidas se hicieron con calibres digitales con 0.1 mm de precisión y fueron introducidos en un ordenador por medio de un interface conectado al calibre.

Las variables morfométricas utilizadas en el estudio fueron (Fig. 1): Longitud, anchura y altura del pico, longitud del fémur, longitud del tibiotarso, longitud del tarsometatarso, longitud total de la pelvis, anchura antitrocantérica de la pelvis, longitud de los dedos I, II, III, IV. También se midió la longitud y la anchura de la impresión de la glándula supraorbital.

La elección de las variables se hizo considerando su posible relación funcional con la conducta o variable ecológica para la cual se pretendía establecer los patrones ecomorfológicos; en este caso, búsqueda del alimento, selección de hábitat y uso del espacio en los lugares de alimentación.

Para el análisis estadístico, las variables se agruparon en unidades funcionales (sistema alimentador, extremidades posteriores y dedos de la extremidad posterior) relacionadas con funciones biológicas específicas (Leisler & Winkler,

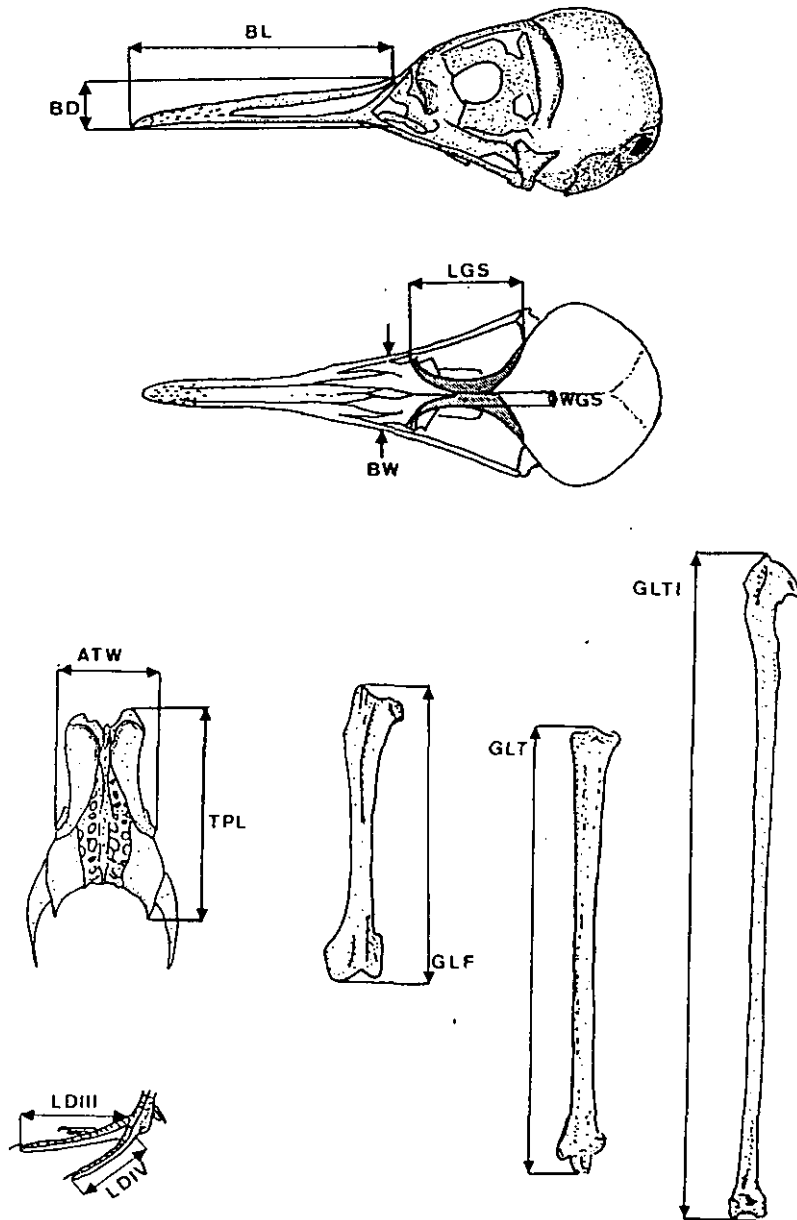


Fig. 1.- Medidas del cráneo y de las extremidades posteriores. **ATW**: anchura antitrocantérica; **BD**: altura del pico; **BL**: longitud del pico; **BW**: anchura del pico; **GLF**: longitud del fémur; **GLT**: longitud del tarsometatarso; **GLTI**: longitud del tibiotarso; **LDIII**: longitud del dedo III; **LDIV**: longitud del dedo IV; **LGS**: longitud de la glándula supraorbital; **TPL**: longitud total de la pelvis; **WGS**: anchura de la glándula supraorbital.

1985). Se llevaron a cabo Análisis de Componentes Principales para cada una de las unidades funcionales, basados en las matrices de correlación, como el modo de soslayar el problema del escalamiento en los caracteres (Freeman & Jackson, 1990). Dos tipos de Análisis de Componentes Principales (ACP) se realizaron sobre cada una de las unidades funcionales consideradas. Primero se realizó un ACP con las medidas originales sin eliminar el efecto de la talla, ya que las aves limícolas exhiben un gran rango de tamaños (Tabla 1) (Cramp, 1983; Barbosa, 1991, 1993a). El primer componente de un ACP ejecutado de esta manera se puede considerar un "factor tamaño" (Jolicoeur, 1963; Rising & Sommers, 1989), siendo la interpretación de este factor de gran importancia, ya que la longitud absoluta del pico y de las extremidades posteriores, especialmente del tibiotarso y del tarsometatarso tienen claras implicaciones ecológicas en el uso del hábitat y el acceso a los recursos (p.ej. máxima profundidad del agua en la que las aves pueden alimentarse, Barbosa, 1993a). En el caso del sistema alimentador, su longitud viene determinada solamente por una variables (longitud del pico) por lo que no fue necesario realizar el primer ACP.

El segundo ACP se llevó a cabo eliminando el efecto del tamaño de manera que se obtuvieran patrones morfológicos fácilmente comparables con los patrones obtenidos del análisis del comportamiento de alimentación y uso del espacio. El

efecto del tamaño se eliminó dividiendo las variables morfométricas por la raíz cúbica del peso corporal en cada especie (Leisler & Winkler, 1985; ver Bookstein et al., 1985; Marcus, 1990; Rohlf, 1990; para una discusión sobre la corrección del efecto de la talla). Los datos del peso corporal de las especies se obtuvieron de Cramp (1983).

Las variables originales fueron transformadas logarítmicamente antes de llevar a cabo los análisis estadísticos.

Los análisis evolutivos se han llevado a cabo utilizando la metodología de los contrastes filogenéticamente independientes (Felsenstein, 1985). Los organismos están relacionados jerárquicamente, por tanto, los datos procedentes de las diferentes especies que se pretenden comparar no son estadísticamente independientes (Grafen, 1989; Harvey & Pagel, 1991). Felsenstein (1985) señaló que los datos fenotípicos de especies pertenecientes a un grupo monofilético, pueden ser transformadas en $N-1$ contrastes independientes. Estos contrastes se calculan como el valor de un rasgo determinado en una especie (o nodo) dentro de un árbol filogenético, restado del valor de ese mismo rasgo en su especie o nodo hermano. Si los caracteres han evolucionado mediante un movimiento Browniano, los contrastes son estadísticamente independientes (ver Felsenstein, 1985, 1988; Martins & Garland, 1991; Garland et al., 1992 para más detalles).

5306063879

El método de Felsenstein requiere un completo conocimiento de las relaciones filogenéticas entre las especies, así como de la longitud de las ramas del cladograma que conduce a cada una de ellas (en unidades de varianza esperada en el cambio del carácter). En el presente estudio se ha utilizado información (Fig. 2) procedente de la hipótesis filogenética de Sibley & Ahlquist (1990). A pesar de las recientes críticas hechas a esta hipótesis filogenética (Harvey & Cotgreave, 1991; Mindell, 1992), consideramos que su utilización es apropiada ya que provee una filogenia basada en métodos moleculares que evita la circularidad que podría producirse al estudiar la evolución de rasgos morfológicos a partir de una filogenia construida con caracteres del mismo tipo. Las relaciones filogenéticas de las especies no analizadas por Sibley & Ahlquist (1990) (Philomachus pugnax, Arenaria interpres, Calidris alba se han deducido de Strauch (1978).

La tasa de cambio evolutivo se ha analizado siguiendo la metodología de Garland (1992), basada en los contrastes filogenéticamente independientes (Felsenstein, 1985; Martins & Garland, 1991). El uso de este método para comparar la tasa media de evolución entre los clados, requiere la comparación de la tendencia central de las distribuciones de los valores absolutos de los contrastes independientes estandarizados. Este valor absoluto da un índice independiente de la mínima

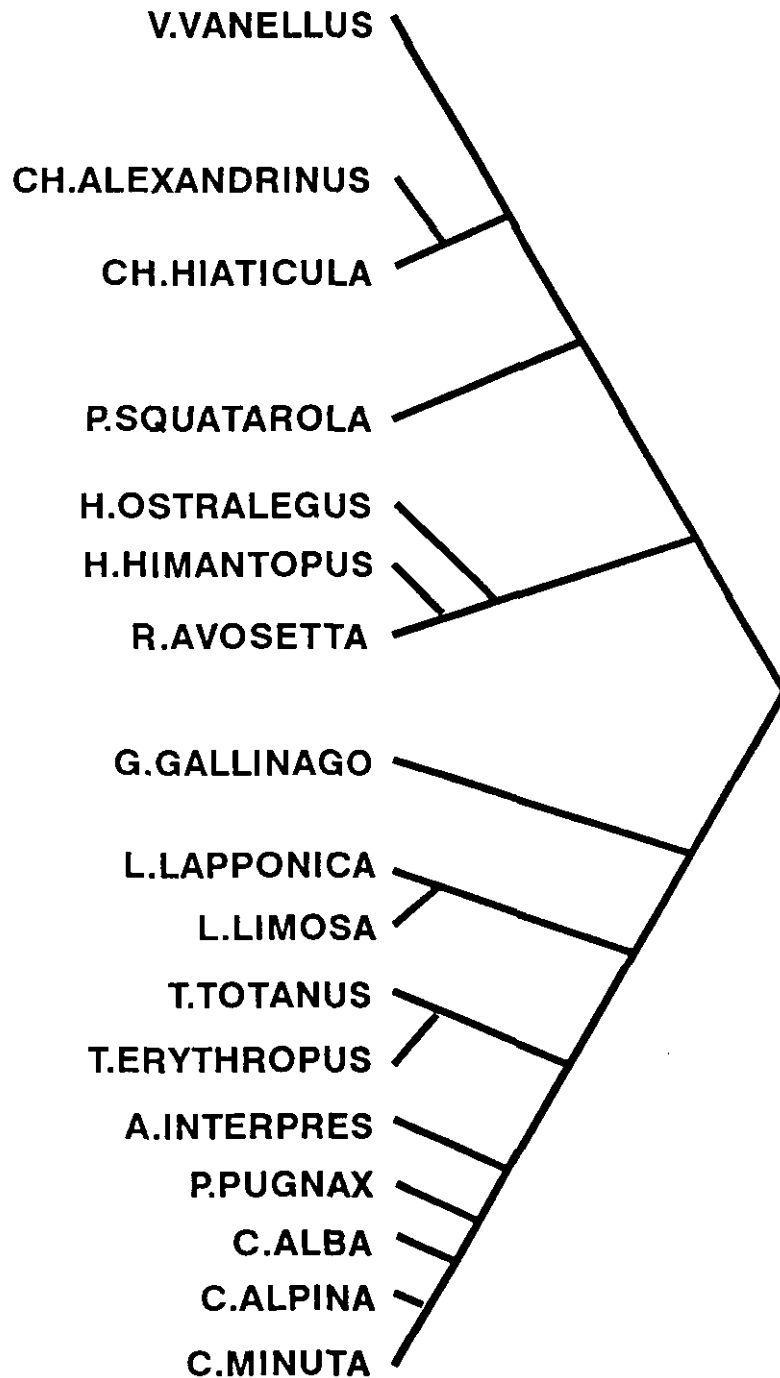


Fig. 2.- Hipótesis de las relaciones filogenéticas entre limícolas (basada en Sibley & Ahlquist, 1990 y Strauch, 1978).

cantidad de evolución fenotípica que ha sucedido relacionado con la raíz cuadrada del tiempo, cuando un hipotético ancestro diverge para producir dos especies hermanas (Garland, 1992).

Las datos procedentes de los dos tipos de análisis de componentes principales (con y sin corrección del efecto del tamaño) se han utilizado para obtener los contrastes independientes y analizar las tasas de cambio evolutivo en los diferentes rasgos morfológicos estudiados. El número de especies estudiadas no permite realizar tests estadísticos para analizar las diferencias en la tasa de cambio evolutivo, no obstante gráficamente puede inferirse cómo son esas diferencias.

Asimismo se han llevado a cabo análisis de correlación múltiple a partir de los contrastes independientes para ver si la variación entre los distintos sistemas morfológicos estudiados ha estado correlacionada a lo largo de la evolución del grupo.

En los análisis evolutivos se ha utilizado el modelo evolutivo gradualista.

2.1.2.- RESULTADOS

Los resultados de los Análisis de Componentes Principales sin eliminar el efecto del tamaño se muestran en la tabla 2. El primer factor del ACP en cada uno de los sistemas

VARIABLE	PC1
<u>EXTREMIDAD POSTERIOR</u>	
LONGITUD FEMUR	0.96**
LONGITUD TIBIOTARSO	0.96**
LONGITUD TARSOMETATARSO	0.91**
AUTOVALOR	4.47
% VARIANZA	89.5
<u>DEDOS</u>	
LONGITUD HALLUX	0.24
LONGITUD DEDO II	0.89
LONGITUD DEDO III	0.94
LONGITUD DEDO IV	0.93
AUTOVALOR	5.62
% VARIANZA	70.3

Tabla 2.- Resultados del Análisis de Componentes principales realizado con las variables biométricas sin eliminar el efecto del tamaño en cada uno de los sistemas considerados (** $p < 0.01$).

funcionales considerados (extremidad posterior y dedos) explica un alto porcentaje de la varianza, 89.5% y 70.3% respectivamente. La figura 3 muestra el gradiente de tamaño obtenido para cada uno de los sistemas, incluyendo la longitud del pico.

Los Análisis de Componentes Principales llevados a cabo con las variables una vez eliminado el efecto del tamaño se presentan en la tabla 3. Los análisis referidos al sistema alimentador (pico) muestran un primer componente (PC1PICO) relacionado con un incremento relativo de la anchura y la altura del pico, mientras que el segundo componente (PC2PICO) se relaciona con un incremento relativo de la longitud del pico. La figura 4 ilustra la situación de las especies en el plano definido por estos dos componentes principales. Se puede observar una clara separación entre dos grupos de especies en función de la longitud del pico, un grupo formado por Charadrius hiaticula, Charadrius alexandrinus, Vanellus vanellus, Pluvialis squatarola y Arenaria interpres y un segundo grupo que incluye el resto de las especies. La anchura y altura del pico por el contrario tienden a mostrar un gradiente más o menos continuo en la distribución de las especies que va desde Tringa erythropus e Himantopus himantopus con los picos más estrechos y planos, hasta Calidris minuta, Haematopus ostralegus y Gallinago gallinago con los picos más anchos y altos.

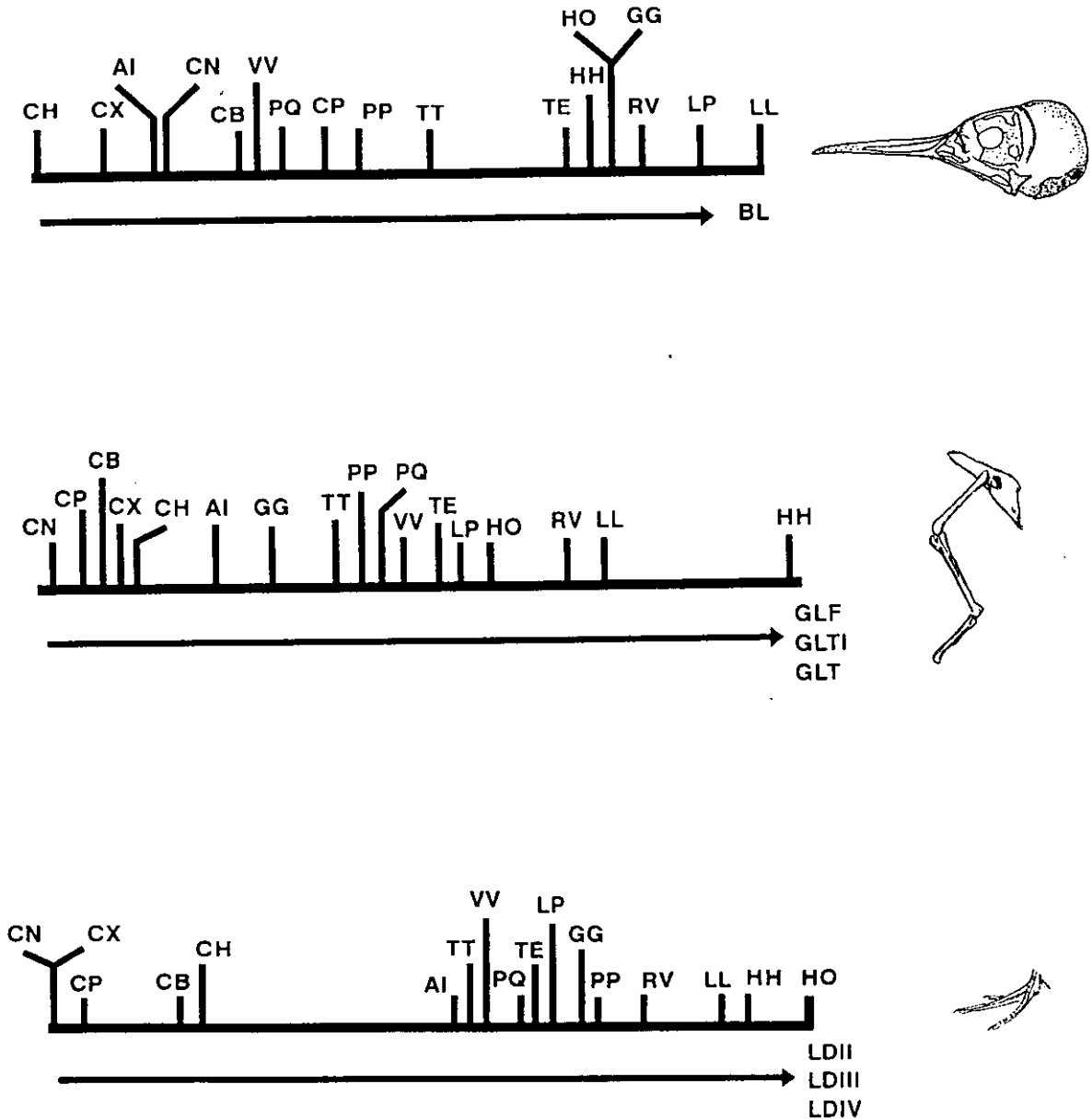


Fig. 3.- Situación de las especies a lo largo de los factores de tamaño. Abreviatura de las especies, AI: *Arenaria interpres*; CB: *Calidris alba*; CH: *Charadrius hiaticula*; CN: *Calidris minuta*; CP: *Calidris alpina*; CX: *Charadrius alexandrinus*; GG: *Gallinago gallinago*; HH: *Himantopus himantopus*; HO: *Haematopus ostralegus*; LL: *Limosa limosa*; LP: *Limosa lapponica*; PP: *Philomachus pugnax*; PQ: *Pluvialis squatarola*; RV: *Recurvirostra avosetta*; TE: *Tringa erytropus*; TT: *Tringa totanus*; VV: *Vanellus vanellus*.

VARIABLE	PC1	PC2	PC3
<u>PICO</u>	PC1PICO	PC2PICO	
LONGITUD PICO	0.13	0.98**	
ALTURA PICO	0.82**	0.19	
ANCHURA PICO	0.86**	0.04	
EIGENVALUE	1.63	0.82	
% VARIANCE	54.4	27.6	
<u>EXTREMIDADES POSTERIORES</u>	PC1PATA	PC2PATA	PC3PATA
LONGITUD FEMUR	-0.02	0.67*	-0.36
LONGITUD TIBIOTARSO	0.97**	0.06	-0.06
LONGITUD TARSOMETATARSO	0.97**	0.03	-0.13
LONGITUD SINSACRO	0.09	0.86**	0.11
ANCHURA ANTITROCANTERICA	-0.14	-0.06	0.93**
EIGENVALUE	2.11	1.23	0.86
% VARIANCE	42.2	24.6	17.2
<u>DEDOS</u>	PC1DEDO	PC2DEDO	
LONGITUD HALLUX	0.25	0.93**	
LONGITUD DEDO II	0.92**	0.30	
LONGITUD DEDO III	0.95**	0.13	
LONGITUD DEDO IV	0.95**	0.11	
EIGENVALUE	4.17	1.05	
% VARIANCE	52.2	13.2	

Tabla 3.- Resultados del Análisis de Componentes principales realizado con las variables biometricas eliminado el efecto del tamaño en cada uno de los sistemas considerados (* p<0.05, ** p<0.01)

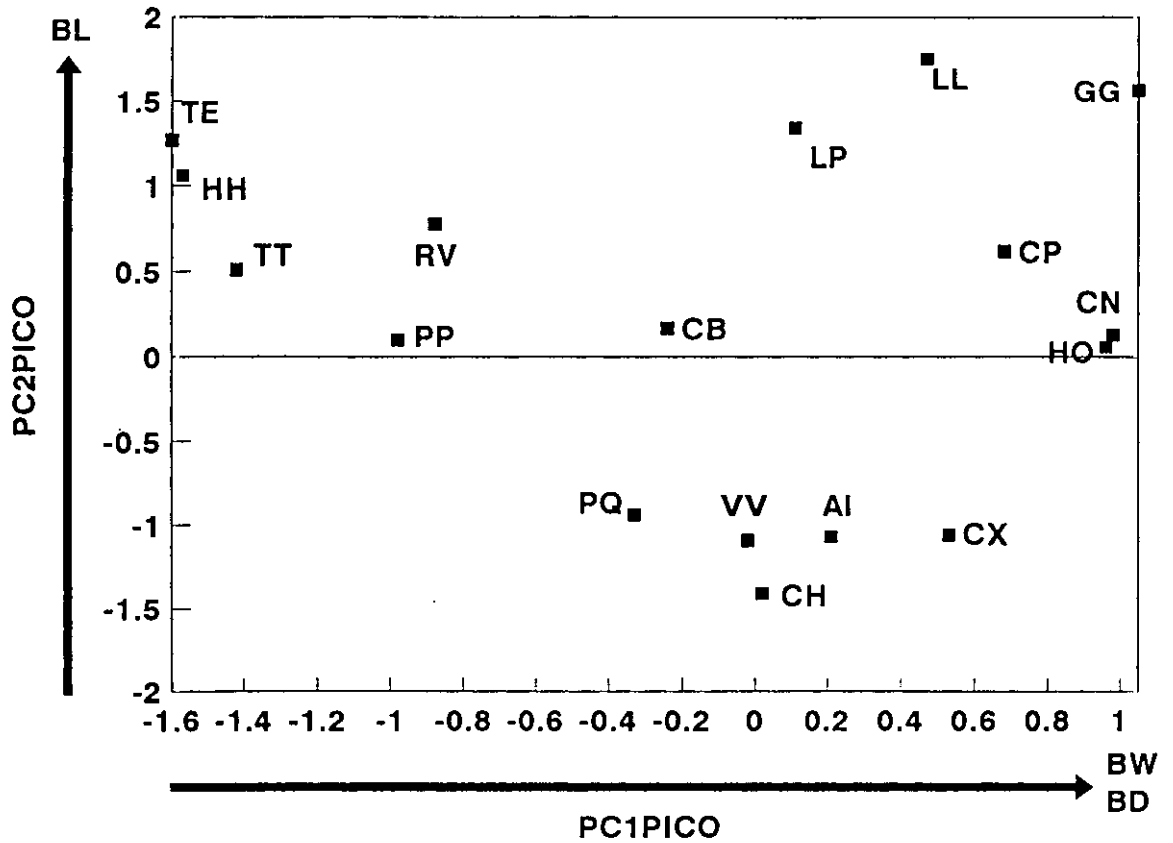


Fig. 4.- Situación de las especies en el plano definido por los factores morfológicos del pico después de eliminar el efecto del tamaño. Abreviaturas según la figura 3.

El análisis de la extremidad posterior y cintura pélvica (Tabla 3) muestra tres factores que explican en total el 84% de la varianza total. El primer factor (PC1PATA) está relacionado con un incremento de la longitud relativa del tibiotarso y del tarsometatarso. Un segundo factor (PC2PATA) se relaciona con el incremento de la longitud relativa del fémur y de la longitud total de la pelvis, mientras que el tercer factor (PC3PATA) está asociado a un incremento relativo en la distancia antitrocantérica. Se puede observar un gradiente en la situación de las especies en el plano determinado por los dos primeros factores morfológicos (Fig. 5A). Este gradiente lleva desde Himantopus himantopus con un tibiotarso y tarsometatarso relativamente más largo y con el fémur y la pelvis más cortos, a Haematopus ostralegus con la pelvis y el fémur relativamente más largos y con los segmentos distales más cortos. Calidris alpina y Calidris alba presentan las extremidades inferiores relativamente más pequeñas en su conjunto. El tercer factor (Fig. 5B) muestra la ordenación en función de la anchura antitrocantérica. En él se puede observar asimismo un gradiente que va desde Haematopus ostralegus, Charadrius alexandrinus, Charadrius hiaticula, Calidris alpina, y Calidris minuta con la pelvis relativamente más anchas a Gallinago gallinago con la pelvis relativamente más estrecha.

En cuanto al análisis de los dedos de las patas, la tabla

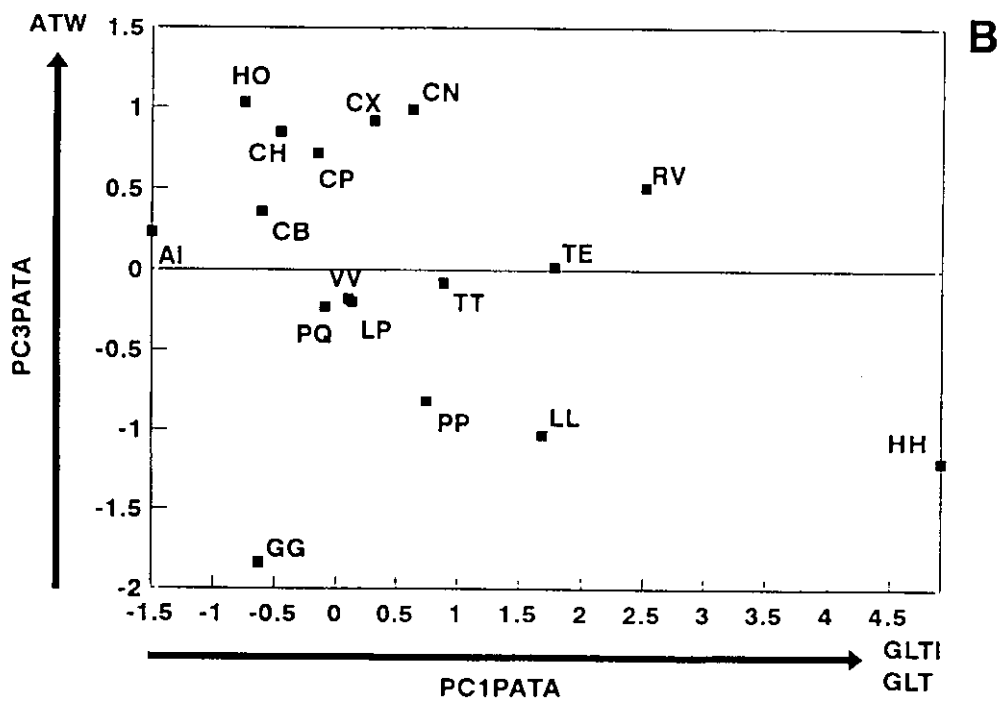
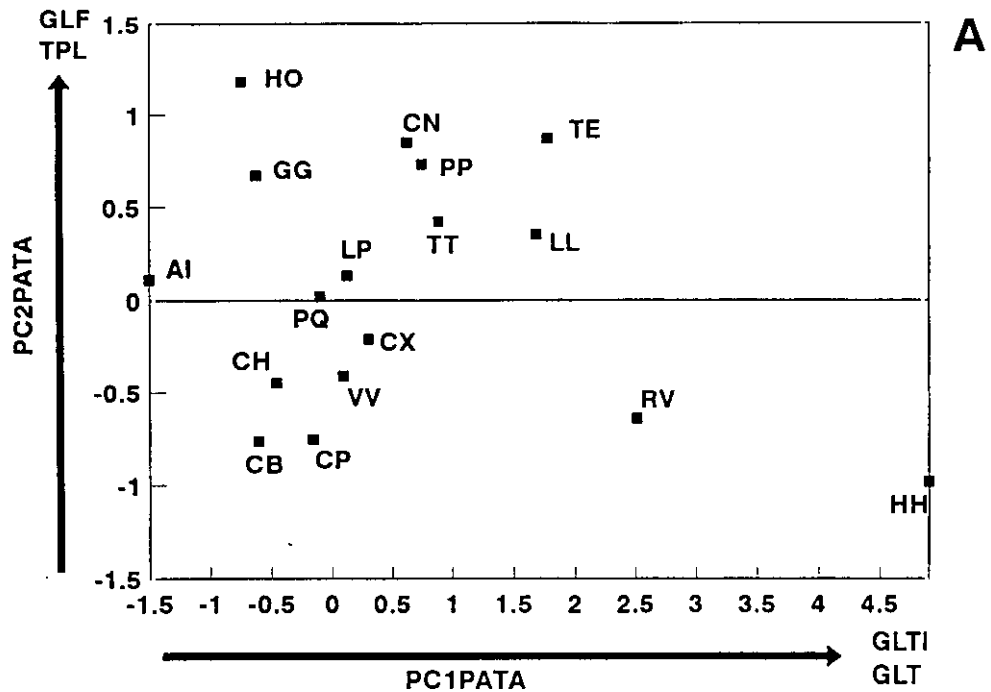


Fig. 5.- Situación de las especies en el plano definido por los factores morfológicos de la extremidad posterior después de eliminar el efecto del tamaño. Abreviaturas según la figura 3.

3 muestra tres factores que explican el 91% de la varianza. El primer factor (PC1DEDO) está relacionado con un incremento de la longitud relativa de los dedos (excepto el hallux). El segundo factor se asocia con un incremento de la longitud relativa del hallux, relacionado principalmente con su presencia o ausencia, dado que este dedo no está presente en algunas especies. La figura 6 muestra cuál es la ordenación de las especies en el plano definido por el primer y el segundo factor.

Los análisis evolutivos demuestran que ha existido una correlación evolutiva en los distintos sistemas morfológicos tendente al alargamiento tanto del pico, como de la extremidad posterior y de los dedos ($r=0.84$ $p<0.001$ pico vs pata, Fig. 7A; $r=0.52$ $p<0.05$ pico vs dedos, Fig. 7B; $r=0.83$ $p<0.001$ pata vs dedos, Fig. 7C).

El estudio de la tasa de cambio evolutivo muestra que en cuanto al tamaño no existen diferencias entre los distintos clados considerando el tamaño corporal y la variación en la longitud absoluta tanto del pico, como de la pata y de los dedos (Figs. 8 A-D), siendo pues la evolución en el tamaño homogénea en el suborden.

Sin embargo, considerando los distintos sistemas morfológicos relativizados por el tamaño, la tasa de cambio evolutivo experimenta algunas variaciones. Respecto a la longitud relativa del pico, los resultados muestran una tasa

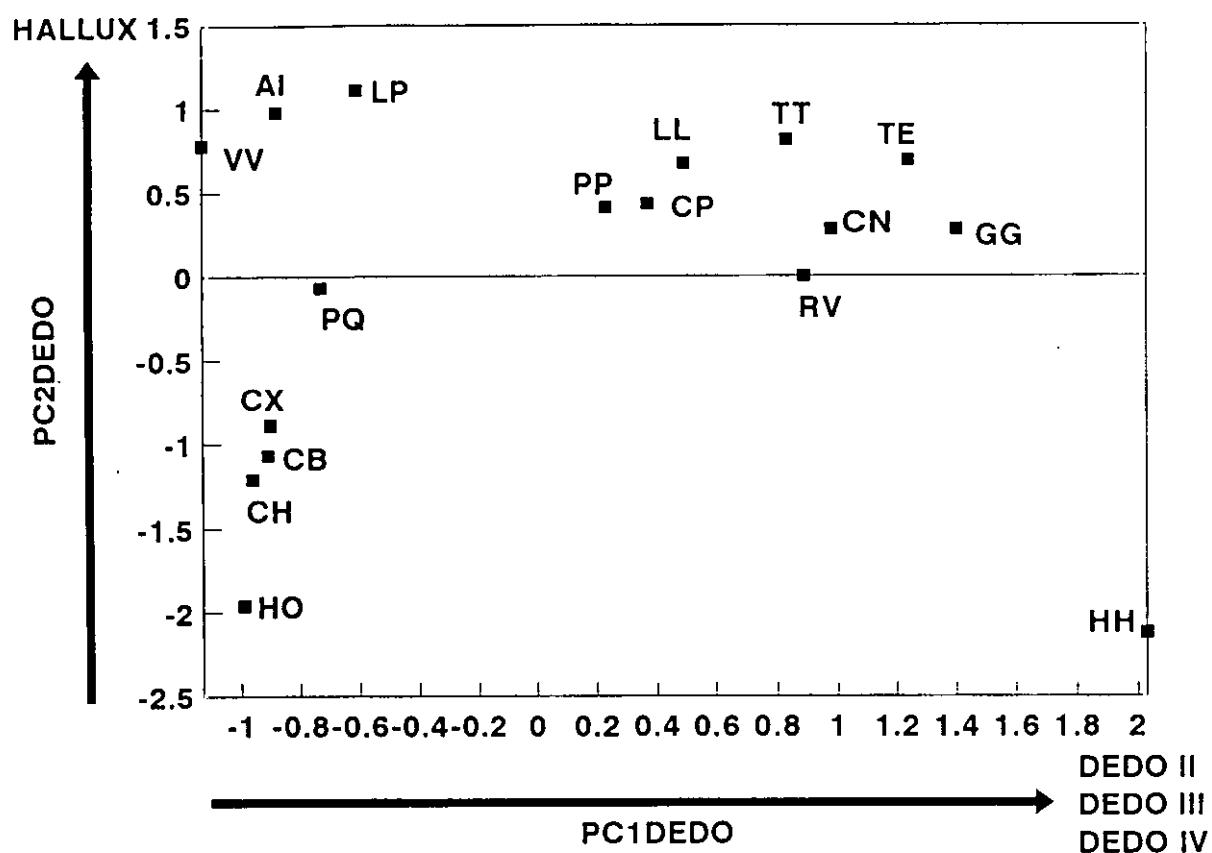


Fig. 6.- Situación de las especies en el plano definido por los factores morfológicos de los dedos de la extremidad posterior después de eliminar el efecto del tamaño. Abreviaturas según la figura 3.

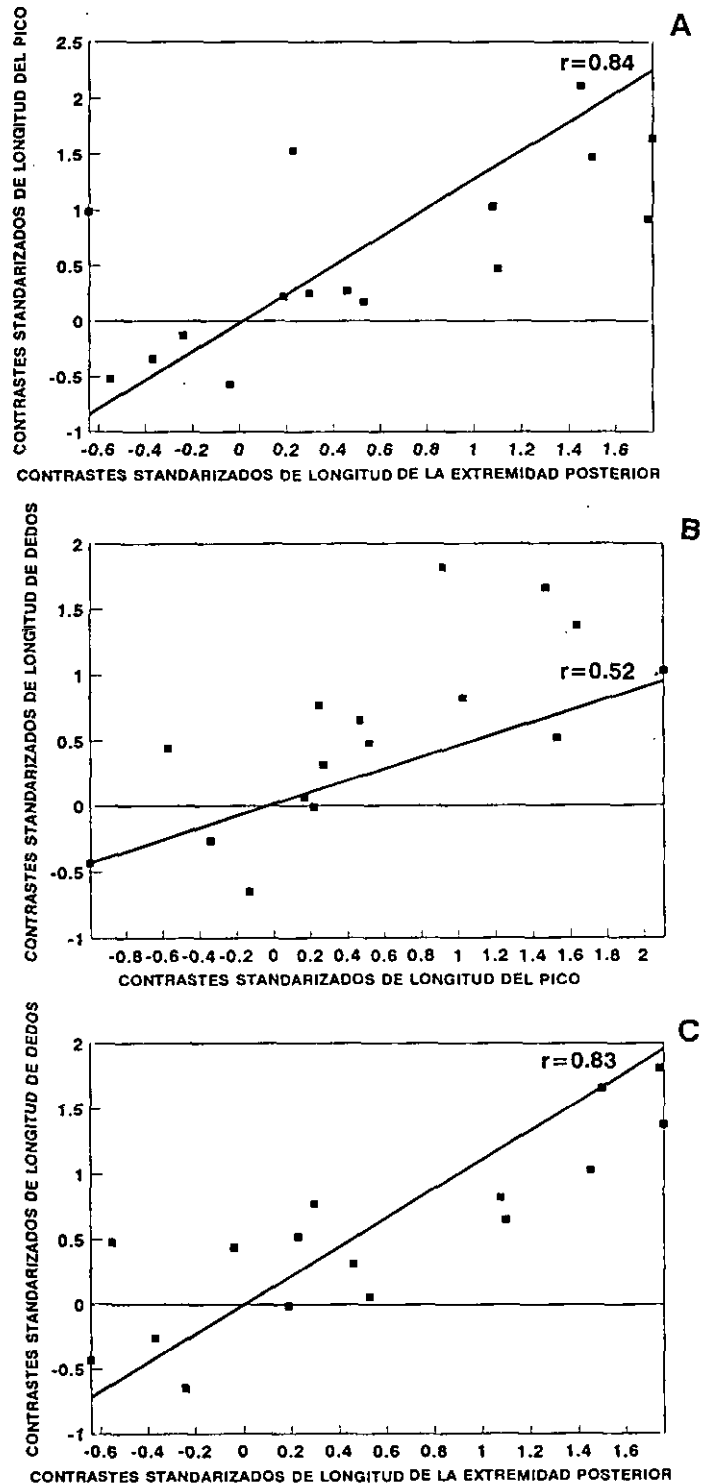


Fig. 7.- Correlaciones entre los contrastes de la longitud cada uno de los sistemas morfológicos estudiados. A) longitud de la extremidad posterior vs longitud del pico. B) longitud del pico vs longitud de los dedos. C) longitud de la extremidad posterior vs longitud de los dedos.

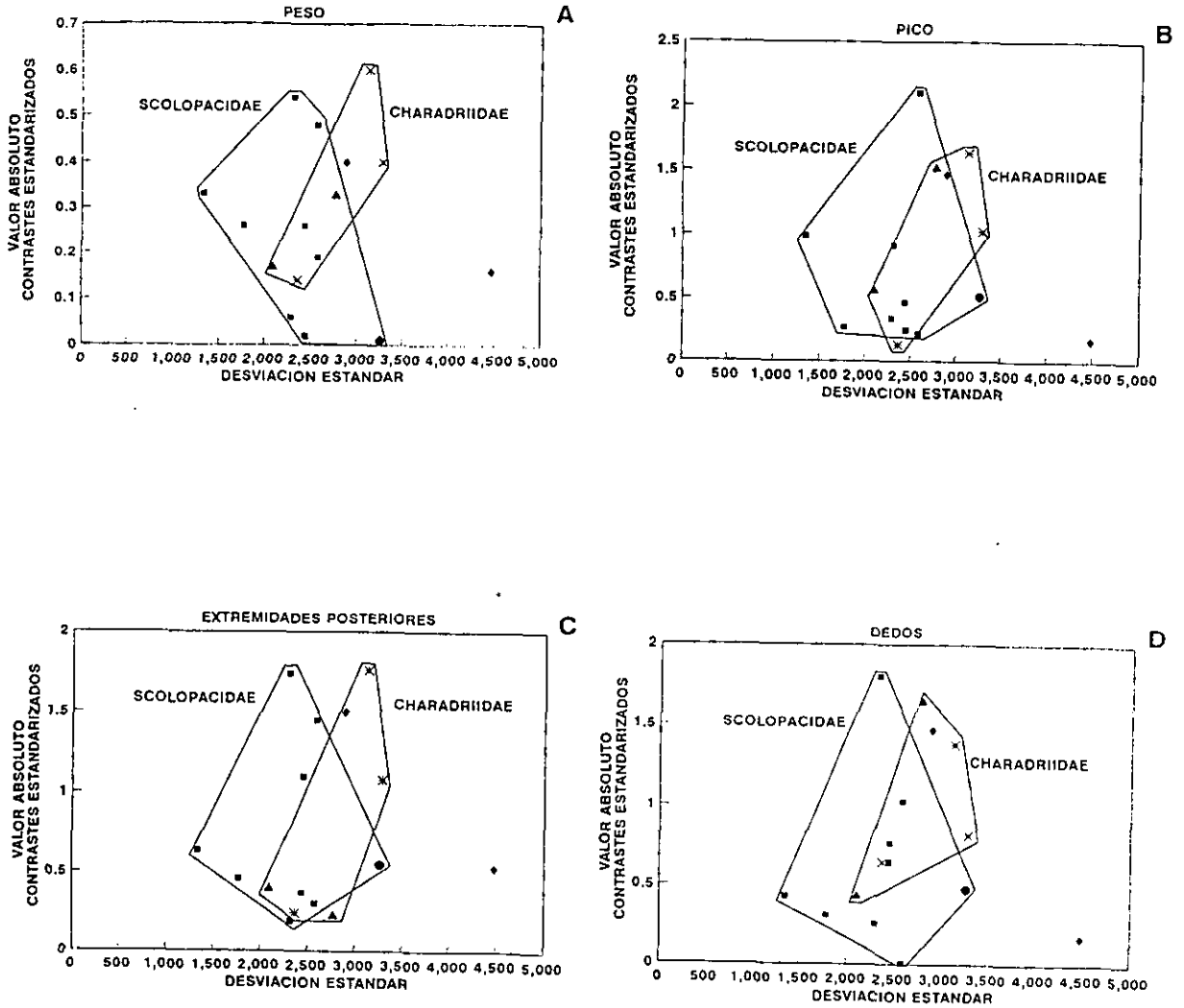


Fig. 8.- Comparación de las tasas de cambio evolutivo en el tamaño de los sistemas estudiados. A) Peso. B) Longitud del pico. C) Longitud de la extremidad posterior. D) Longitud de los dedos. ● Scolopacinae, ■ Tringinae, * Charadriinae, ▲ Recurvirostrinae.

de cambio evolutivo ligeramente más alta en las especies pertenecientes a la familia Scolopacidae en su conjunto comparada con Charadriidae (Fig. 9) Charadriidae no obstante, presenta un valor muy alto en el contraste que separa las subfamilias Charadriinae y Recurvirostrinae. En cuanto a las variaciones de la anchura y altura relativas, no existen diferencias en la tasa de cambio evolutivo en ninguna de las dos familias (Fig. 10).

El estudio de la evolución de las extremidades inferiores muestra que el cambio evolutivo en los distintos segmentos no ha sido homogéneo. El análisis de los segmentos distales no mostró diferencias entre las distintas familias, sin embargo, en el nivel de subfamilia se observa que Recurvirostrinae experimenta una rápida evolución en el alargamiento del tarsometatarso y del tibiotarso, y que Charadriinae posee la tasa más lenta, permaneciendo las subfamilias Tringinae y Scolopacinae en un posición intermedia (Fig. 11). El análisis de los segmentos distales mostró que con respecto al alargamiento del fémur y de la pelvis no existen claras diferencias entre las dos familias, aunque de nuevo son Recurvirostrinae y Tringinae las subfamilias que experimentan mayores cambios en la evolución de los elementos proximales de la extremidad inferior (figura 12). En cuanto a la tasa de cambio evolutivo en la anchura antitrocantérica, no existen diferencias entre los clados sugiriéndose una evolución

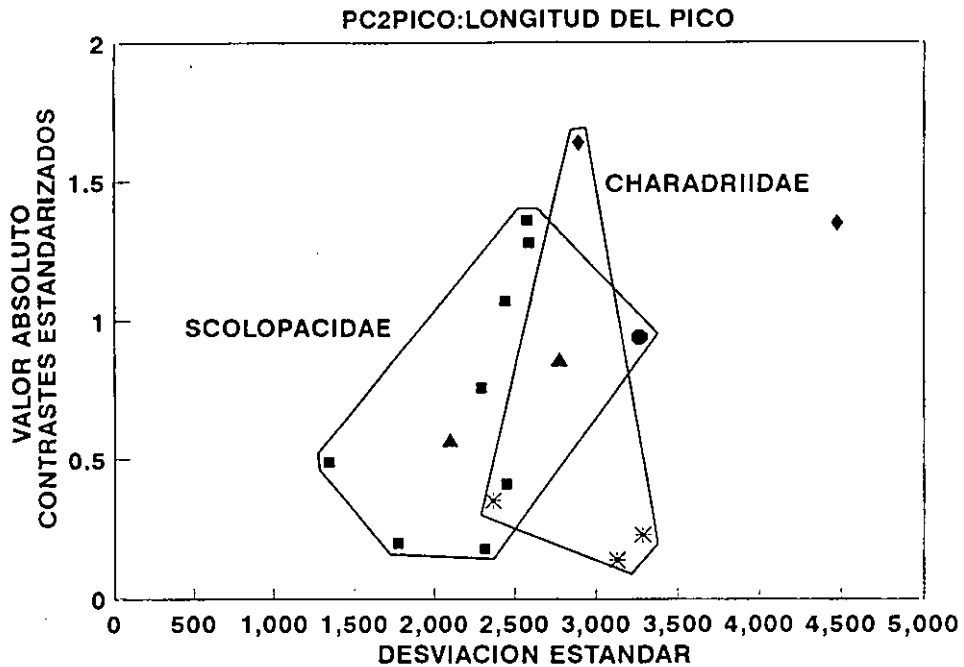


Fig. 9.- Comparación de la tasa de cambio evolutivo en la longitud del pico una vez eliminado el efecto del tamaño. Símbolos igual que en la figura 8.

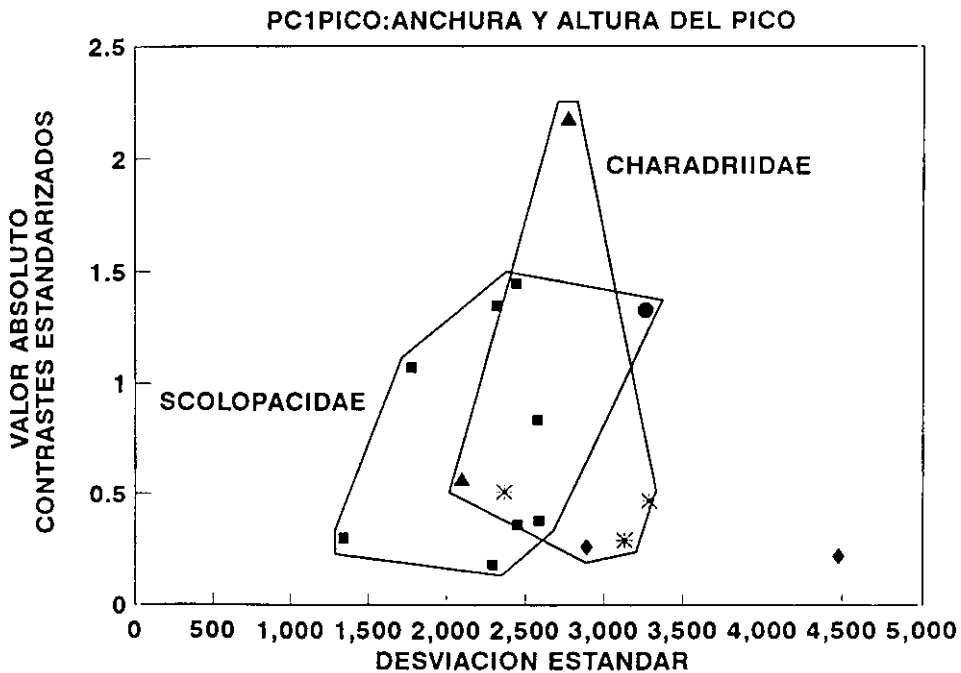


Fig. 10.- Comparación de la tasa de cambio evolutivo en la anchura y altura del pico una vez eliminado el efecto del tamaño. Símbolos igual que en la figura 8.

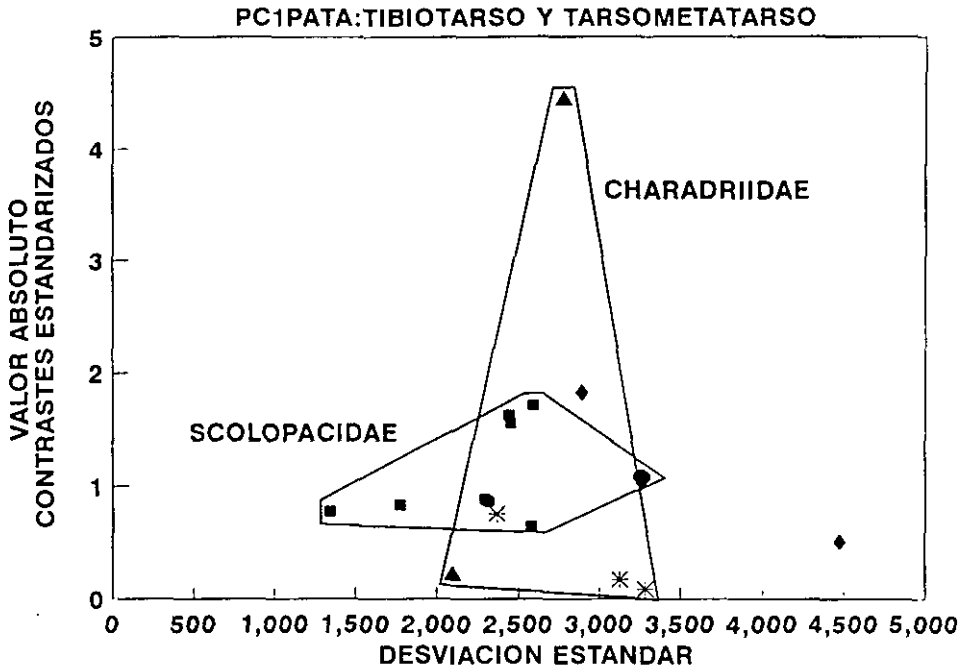


Fig. 11.- Comparación de la tasa de cambio evolutivo en los segmentos distales de la extremidad posterior. Símbolos igual que en la figura 8.

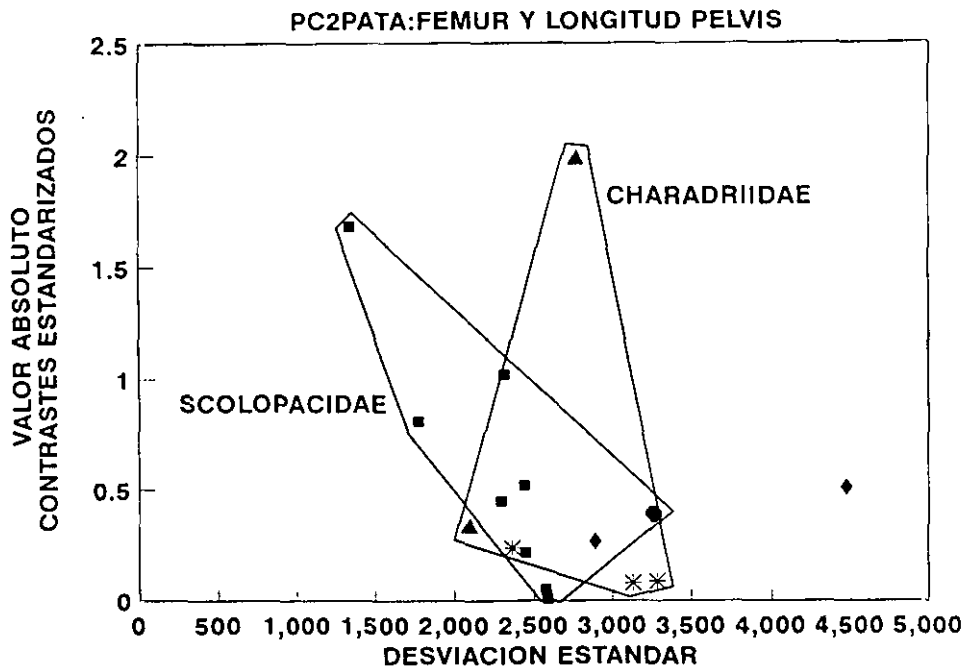


Fig. 12.- Comparación de la tasa de cambio evolutivo en los segmentos proximales de la extremidad posterior. Símbolos igual que en la figura 8.

homogénea para todo el grupo (figura 13). Sin embargo, la evolución en el alargamiento de los dedos no ha sido igual en todos los clados. La figura 14 muestra que la tasa ha sido mayor en *Recurvirostrinae*.

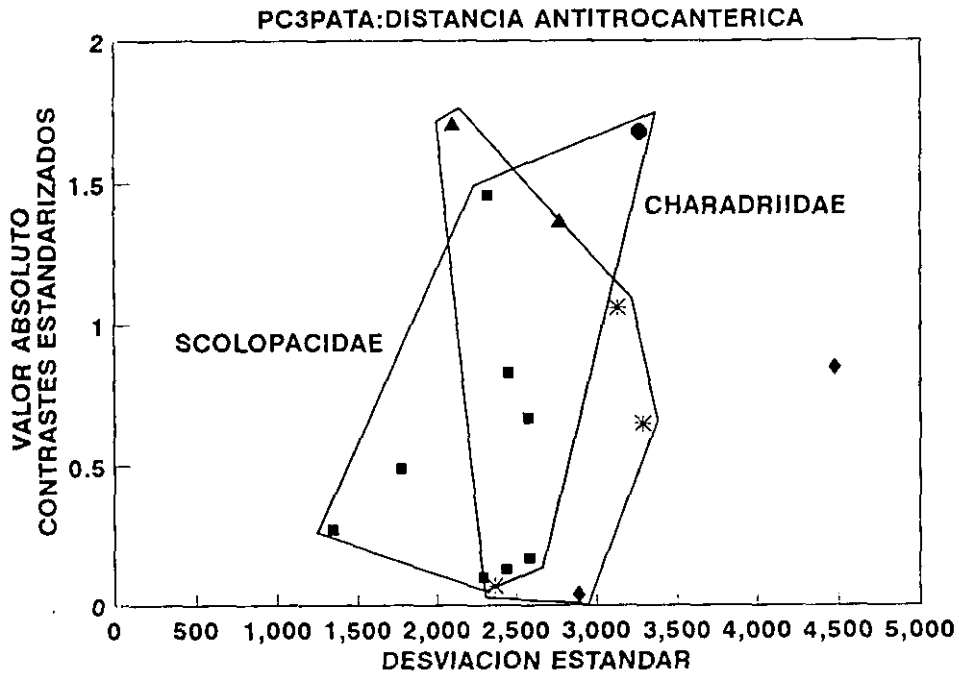


Fig. 13.- Comparación de la tasa de cambio evolutivo en la anchura antitrocantérica. Símbolos igual que en la figura 8.

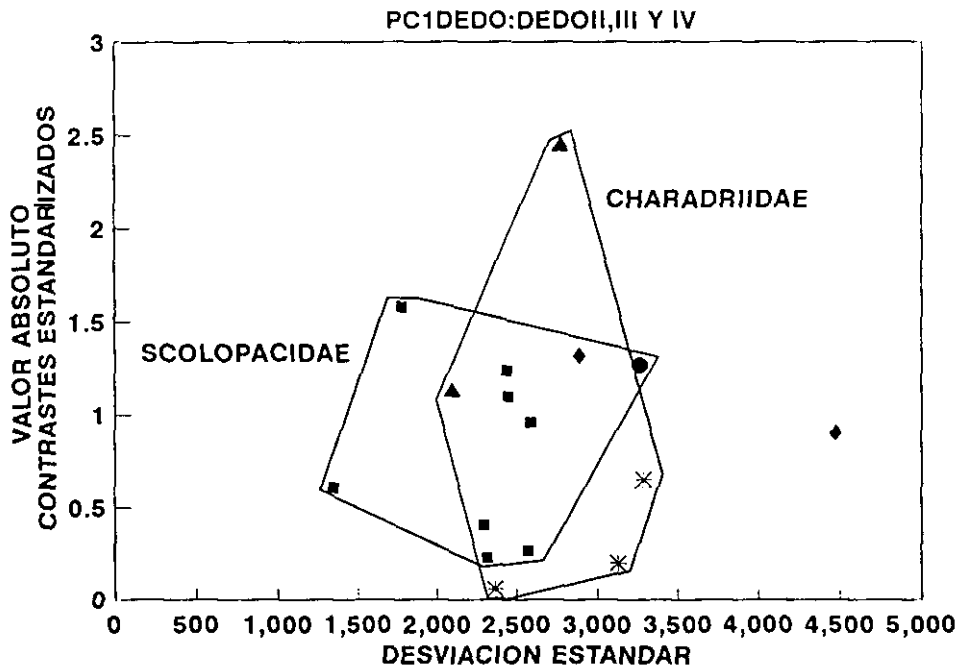


Fig. 14.- Comparación de la tasa de cambio evolutivo en la longitud de los dedos de la extremidad posterior. Símbolos igual que en la figura 8.

2.2.- MORFOLOGIA MUSCULAR

2.2.1.- MATERIAL Y METODOS

El estudio muscular se ha centrado exclusivamente en las extremidades posteriores dejando de lado el sistema alimentador. Las implicaciones funcionales del sistema alimentador en su conjunto, y principalmente las que vienen determinadas por la musculatura, están relacionadas fundamentalmente con el manejo de las presas más que con la búsqueda del alimento (Zusi, 1967; Burton, 1974; Bühler, 1981). Sin embargo, las extremidades posteriores y los patrones de locomoción exhibidos por las especies, están directamente relacionados con esta última actividad (Barbosa, 1993a) por lo que un estudio detallado de la morfología muscular proveerá información acerca de las relaciones funcionales necesarias para explicar los patrones ecomorfológicos derivados.

Para el estudio de la musculatura se diseccionó la extremidad posterior de un ejemplar conservado en alcohol etílico de cada una de las especies estudiadas (Tabla 1) procedentes de la recolección de cadáveres frescos de aves cuya muerte fue siempre fortuita y ocasional y suministrados por el Parque Natural del Delta del Ebro, así como de diversas colecciones de museo (Museo de Zoología, Barcelona; British Museum Natural History [Subdepartment of Ornithology], Tring). Las disecciones fueron realizadas con la ayuda de una lupa

binocular de 6X. Para incrementar la visibilidad de las fibras musculares, se utilizó el método de Bock & Shear (1972) de tinción con Iodina. Los dibujos preliminares fueron realizados con la ayuda de una cámara clara unida a la lupa y a partir de fotografías. La nomenclatura anatómica utilizada sigue a Baumel et al. (1979).

Uno de los parámetros que determinan la velocidad de desplazamiento de los animales es la frecuencia de la zancada (Sukhanov, 1968), que está condicionada por diversos factores fisiológicos o biomecánicos, entre ellos diferencias relacionadas con la musculatura fundamentalmente con la velocidad de contracción muscular (Marsh, 1988).

Diversos autores (Gans, 1982; Gans & De Vree, 1987) han determinado a partir de modelos empíricos que existe una relación inversa entre la fuerza ejercida por un músculo y la velocidad de contracción de sus fibras (Fig. 15). Por otro lado, la velocidad de acortamiento de las fibras musculares está directamente relacionada con el número de sarcómeros dispuestos en serie y determina por tanto, la longitud de las fibras musculares. Teniendo en cuenta lo anterior es posible construir modelos gráficos que nos permiten proponer un modelo biomecánico para cada uno de los músculos. El modelo general es el siguiente:

$$V = \frac{LM}{F}$$

donde, V= Velocidad de contracción muscular

LM= Longitud del músculo tomada como la longitud desde el punto medio del origen hasta el punto medio de la inserción.

F= Fuerza ejercida por el músculo, y que puede calcularse a partir de la siguiente fórmula:

$$F = m * a * c$$

$$F = m * NF * c$$

donde, m= Masa muscular, y que se puede tomar como una constante al estar eliminado el efecto del tamaño.

a= Brazo de palanca, medido desde el punto medio del origen al punto de rotación de la articulación.

c= Carga, sobre la que se ejerce la fuerza, dependiendo de los casos, puede ser considerada como constante.

NF= Número de fibras estimadas por la ocupación del paquete muscular en el hueso.

Para estudiar la velocidad de contracción muscular durante la zancada, se seleccionaron seis músculos después de

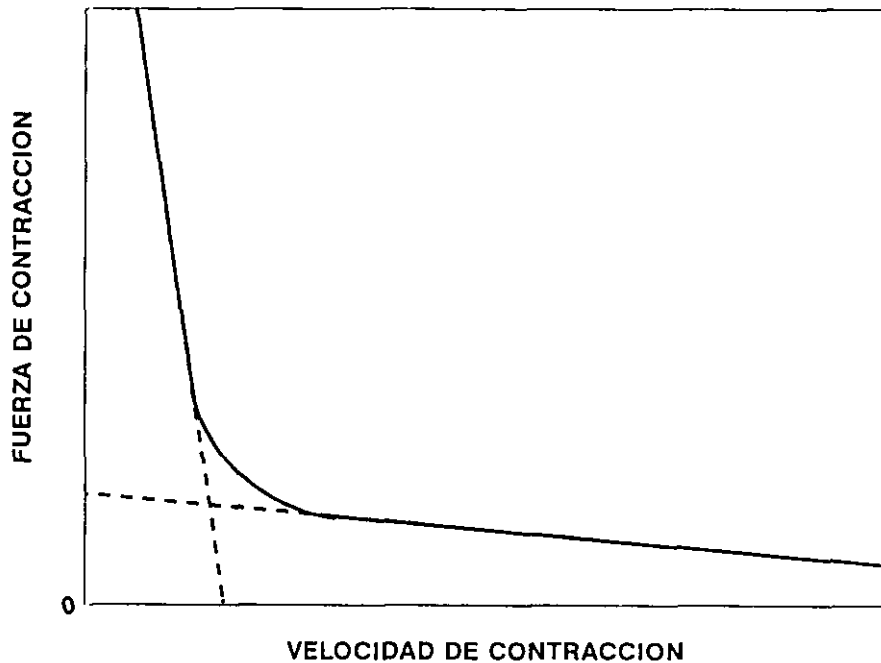


Fig. 15.- Relación entre la fuerza y la velocidad de contracción muscular (según Gordon et al., 1966 y modificado en Gans, 1982).

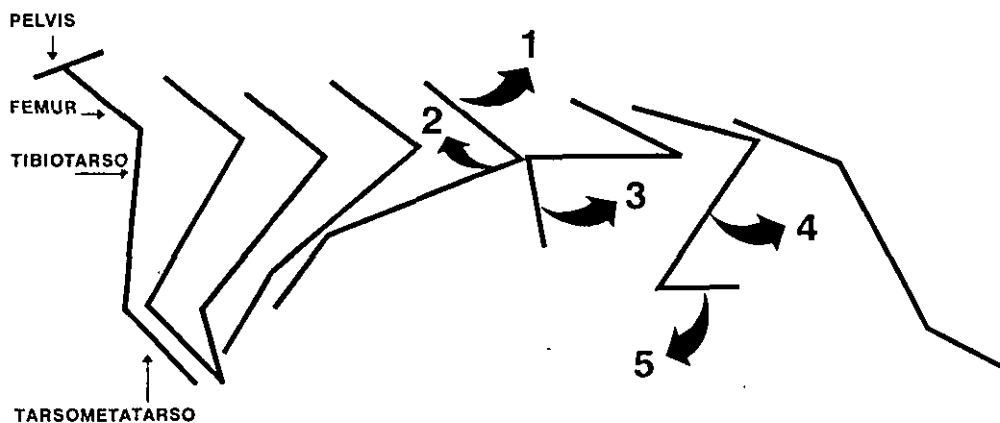


Fig. 16.- Posición de cada uno de los segmentos que forman la extremidad posterior en cada fase del ciclo de un paso y acción de los músculos seleccionados.
1) Flexión del fémur (*iliotibialis cranialis*).
2) Flexión del tibiotalso (*iliofibularis*). 3) Flexión del tarsometatarso (*tibialis cranialis*). 4) Extensión del tibiotalso (*iliotibialis lateralis*). 5) Extensión del tarsometatarso (*gastrocnemius*).

obtener la descripción completa de la variabilidad muscular en las especies consideradas, teniendo en cuenta la existencia de variación interespecífica y la importancia de su función en el ciclo de la zancada (Figura 16). Los músculos seleccionados fueron: *M. iliotibialis cranialis* (flexor del fémur), *M. iliotibialis lateralis* (extensor del tibiotalarso), *M. iliofibularis* (flexor del tibiotalarso), *M. gastrocnemius* (extensor del tarsometatarso), *M. tibialis cranialis* (flexor del tarsometatarso) y *M. flexor digitorum longus* (flexor de los dedos).

En las figuras 17 A, B, C, D, E y F, se muestran los modelos biomecánicos utilizados para el cálculo de la velocidad de contracción en cada músculo.

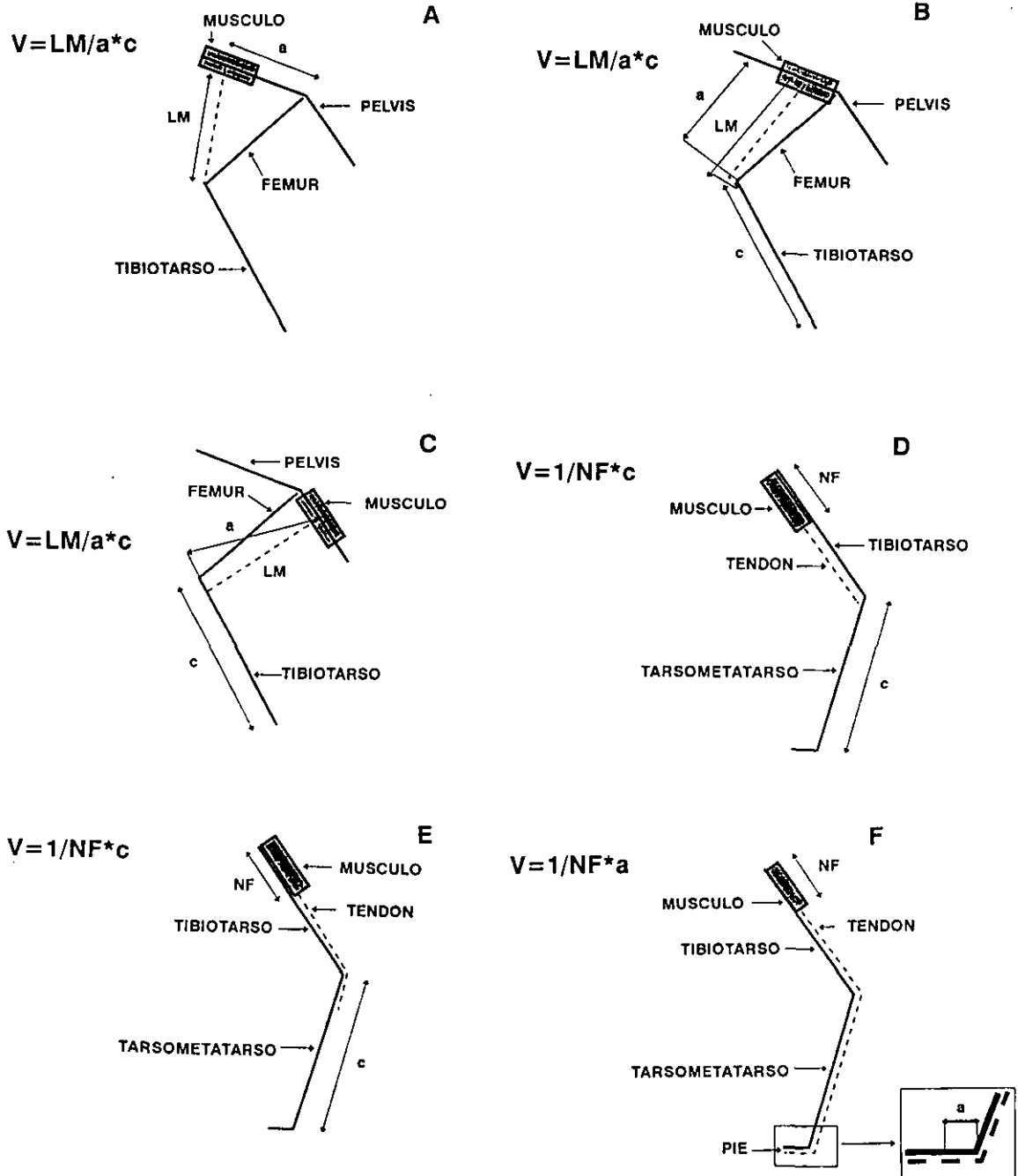


Fig. 17.- Modelos biomecánicos propuestos para estimar la velocidad de contracción en cada uno de los músculos seleccionados. A) *Iliotibialis cranialis*. B) *Iliotibialis lateralis*. C) *Ilioibularis*. D) *Tibialis cranialis*. E) *Gastrocnemius*. F) *Flexor digitorum longus*.

2.2.2.- RESULTADOS

Dado que la mayoría de las especies estudiadas comparten una morfología muscular común, se ha elegido una especie de referencia, Pluvialis squatarola, para hacer sobre ella la descripción muscular completa de su extremidad posterior. Para ello, se describirá cada músculo, indicando su origen, disposición de fibras e inserción. Las variaciones encontradas entre las especies se incluirán en el apartado de "Variación interespecífica" que sigue a la descripción de cada músculo. Si no se indica lo contrario, se presupone que todas las especies estudiadas no difieren de la de referencia en el músculo que se está describiendo. La función desarrollada por cada uno de los músculos se muestra en la tabla 4. Tanto esta tabla como las figuras de los músculos se encuentran al final del capítulo.

M. ILIOTIBIALIS CRANIALIS (ICR; Fig. 18 y 21)

Es el músculo más craneal del muslo. Se origina, mediante una aponeurosis que comparte con el *M. iliotibialis lateralis*, en el tercio craneal de la cresta dorsal del iliaca. Sus fibras, dispuestas fundamentalmente en paralelo, se dirigen distal y medialmente hacia el extremo proximal del tibiotarso, en cuyo borde craneomedial se inserta mediante un tendón que

forma la parte medial del ligamento patelar, y que queda cubierto por la banda patelar del *M. gastrocnemius*. El borde caudal de todo el músculo está fusionado con el borde craneal del *M. iliotibialis lateralis*.

Variación interespecífica: Las diferencias observadas entre las especies afectan fundamentalmente al tamaño y tipo de origen. En *Gallinago gallinago*, el músculo no varía con respecto a la especie de referencia en la proporción que ocupa en la cresta dorsolateral, sin embargo, el origen en su mitad craneal es de tipo fibrilar, mientras que en la mitad caudal es aponeurótico. En *Vanellus vanellus*, *Arenaria interpres* e *Himantopus himantopus* el origen, totalmente aponeurótico, ocupa sólo el cuarto craneal de la cresta dorsal, no existiendo en la última especie fusión entre el borde caudal del *M. iliotibialis cranialis* y el *M. iliotibialis lateralis*.

En *Charadrius alexandrinus*, *Charadrius hiaticula*, *Haematopus ostralegus*, *Limosa limosa*, *Limosa lapponica*, *Philomachus pugnax*, *Calidris alba*, *Calidris minuta* y *Calidris alpina* se origina en la mitad craneal de la cresta dorsal iliaca. En *C. alexandrinus* y *C. hiaticula* la mitad craneal de este origen es fibrilar y la caudal aponeurótica. En *Haematopus ostralegus*, *Limosa limosa* y *Limosa lapponica* aproximadamente los dos tercios craneales del origen son fibrilares y el tercio caudal aponeurótico. En *Philomachus*

pugnax, Calidris alba, Calidris minuta y Calidris alpina el origen es aponeurótico en su totalidad.

M. ILIOTIBIALIS LATERALIS (IL) (Fig. 18)

Es uno de los músculos más grandes de la extremidad inferior; tiene forma triangular y se sitúa lateralmente en el muslo. En el origen se pueden distinguir tres partes no separables en relación a su posición respecto al acetábulo, 1) *pars preacetabularis*: se sitúa craneal al fémur cubriendo completamente a los músculos *iliotrochantericus cranialis* e *iliotrochantericus caudalis*; 2) *pars acetabularis*: cubre el acetábulo, situándose superficialmente al *M. gluteus medius et minimus*, *M. femorotibialis medius*, y *M. femorotibialis externus*; 3) *pars postacetabularis*: se sitúa superficialmente al *M. iliofibularis*, *M. flexor cruris lateralis* y *M. flexor cruris medialis*.

El origen de este músculo es aponeurótico en la cresta iliaca dorsal y dorsolateral, comenzando a continuación del *M. iliotibialis cranialis*. Posteriormente, el origen no alcanza el extremo caudal del proceso terminal iliaco. Las fibras convergen hacia un tendón central, ancho y plano, que forma parte del ligamento patelar y que se inserta en el extremo proximal del tibiotarso por debajo de la banda patelar del *M. gastrocnemius*.

Variación interespecífica: Las variaciones en la *pars preacetabularis* afectan mayoritariamente a la proporción que su origen representa con respecto a la longitud de la cresta dorsal, estando por tanto relacionadas con las variaciones indicadas para el *M. iliotibialis cranialis*. No obstante, en *Vanellus vanellus*, el extremo más craneal de la *pars preacetabularis* queda cubierto por la porción caudal del origen del *M. iliotibialis cranialis*. Las *pars acetabularis* sólo varía en *Gallinago gallinago*, donde el origen es fibrilar.

Las diferencias en la *pars postacetabularis* afectan al tipo de origen. En *Charadrius hiaticula* el extremo más caudal del origen es fibrilar. En *Philomachus pugnax* la mitad caudal de su origen es fibrilar. En *Limosa limosa* los dos tercios caudales del origen son fibrilares. En *Charadrius alexandrinus*, *Recurvirostra avosetta*, *Haematopus ostralegus*, *Calidris alba*, *Calidris minuta* y *Calidris alpina*, el origen de la *pars postacetabularis* es fibrilar si bien en *R. avosetta*, *C. alba* y *A. interpres* no ocupa más de los dos tercios craneales de la cresta dorsolateral.

M. ILIOTROCHANTERICUS CAUDALIS (ITCA; Fig. 19)

Es un músculo ancho que ocupa la fosa dorsal iliaca. Se origina por medio de fibras musculares dispuestas en forma de

abanico y unipinnadas en toda la superficie de dicha fosa, así como, en el borde de la cresta dorsal iliaca. Estas fibras convergen en un tendón ancho y plano que se inserta sobre la superficie lateral del extremo proximal del fémur.

Variación interespecífica: No existe variación interespecífica.

M. ILIOTROCHANTERICUS CRANIALIS (ITCR; Fig. 19 y 22)

Es un pequeño músculo de forma triangular que se sitúa inferior y profundamente al *M. iliotrochantericus caudalis*. Se origina por medio de fibras musculares dispuestas en paralelo, en el borde ventral del ala iliaca preacetabular. Se inserta por medio de un tendón en la superficie lateral del extremo proximal del fémur, distalmente a la inserción del *M. iliotrochantericus caudalis* y cubierto por el origen del *M. femoroitibialis medius*.

Variación interespecífica: No existe variación interespecífica.

M. ILIOTROCHANTERICUS MEDIUS

Este músculo no está presente en ninguna de las especies diseccionadas.

M. ILIOFEMORALIS INTERNUS

Es un pequeño músculo con forma de banda que se origina por medio de fibras musculares dispuestas en paralelo en el borde ventral de la porción preacetabular del ileon, caudal al origen del *M. iliotrochantericus cranialis*. Se inserta fibrilarmente en la superficie medial del fémur a la altura del origen del *M. femorotibialis internus*.

Variación interespecífica: No existe variación en las especies consideradas.

M. GLUTEUS MEDIUS ET MINIMUS (GMEM; Fig. 19)

Pequeño músculo de forma triangular situado proximalmente a la articulación femoral, y cubierto por el *M. iliotibialis lateralis*. Se origina por medio de fibras musculares en el ileon dorsal al acetábulo. La disposición de las fibras es bipinnada, convergiendo en un tendón plano y delgado que se inserta en la superficie lateral del extremo proximal del fémur, por debajo del origen del *M. femorotibialis medius* y distalmente a las inserciones del *M. obturatorius lateralis*, *M. obturatorius medialis* y *M. ischiofemoralis*.

Variación interespecífica: No existe variación entre las especies estudiadas.

M. ILIOFIBULARIS (IF; Fig. 19 y 23)

Este músculo de forma triangular, se sitúa en la región caudolateral del muslo, por debajo de la *pars postacetabularis* del *M. iliotibialis lateralis* y caudalmente al fémur. Se origina por medio de fibras musculares en la cresta dorsolateral iliaca, sin llegar a alcanzar su extremo más caudal. Las fibras, con una disposición bipinnada, convergen en un potente tendón central que pasa a través del ansa *M. iliofibularis* para insertarse en el tercio proximal de la diáfisis fibular, entre las cabezas medial y lateral del *M. flexor perforatus digiti IV*.

Variación interespecífica: En *Vanellus vanellus*, *Haematopus ostralegus* y *Calidris minuta* el extremo más craneal del origen es aponeurótico. En *Himantopus himantopus* el origen se extiende cranealmente hasta alcanzar la región acetabular del ileon. En *Recurvirostra avosetta*, *Gallinago gallinago*, *Limosa lapponica*, *Philomachus pugnax* y *Calidris alpina* el origen se extiende caudalmente hasta alcanzar el extremo más posterior del proceso terminal iliaco. En *Charadrius hiaticula*, *Charadrius alexandrinus*, *Arenaria interpres* y *Calidris alba* el origen ocupa los dos tercios craneales de la cresta dorsolateral iliaca, si bien, en las dos primeras especies el extremo más craneal de dicho origen es aponeurótico.

M. FEMOROTIBIALIS EXTERNUS (FTEP, FTED; Fig. 19,20,22 y 23)

Está situado en la superficie lateral del fémur por debajo de la porción acetabular del *M. iliotibialis lateralis*. Está compuesto por dos partes, 1) *Pars proximalis* (FTEP) y 2) *Pars distalis* (FTED). La *pars proximalis* se origina por medio de fibras musculares en la superficie lateral de la diáfisis del fémur, comenzando en su cuarto proximal. Las fibras convergen unipinnadamente hacia un rafe que comparte con el *M. femorotibialis medius*. Se inserta por medio de un tendón en la patela, en común con el *M. femorotibialis medius*, y formando parte del ligamento patelar.

La *pars distalis* se origina mediante fibras en la mitad distal de la diáfisis femoral laterocaudalmente, que unipinnadamente se dirigen a un tendón que se inserta en la cresta cnemial lateral cubierto por el *M. flexor perforans et perforatus digiti II*.

Variación interespecífica: Las diferencias afectan al tamaño relativo de la *pars distalis*. En *Tringa totanus*, *Arenaria interpres* y *Calidris minuta* el origen de la *pars distalis* se sitúa en el tercer cuarto del fémur.

M. FEMOROTIBIALIS MEDIUS (FTM; Fig. 19,20,21 y 22)

Es un músculo alargado y grueso que ocupa la mayor parte de la superficie lateral y anterior del fémur. Posee dos

cabezas de origen, la cabeza proximal se origina mediante un tendón en la cresta trocantérica. La cabeza distal se origina por medio de fibras musculares en la superficie lateral del fémur en su cuarto proximal, estando íntimamente unida a la *pars proximalis* del *M. femorotibialis externus*. Las dos cabezas se unen en una sola masa muscular cuyas fibras se disponen unipinnadamente a lo largo del fémur. El músculo se inserta por medio de un tendón común con el *M. femorotibialis externus* en la cabeza del tibiotalarso formando parte del ligamento patelar.

Variación interespecífica: En *Limosa limosa* y *Limosa lapponica* el origen de la cabeza distal se sitúa en el segundo cuarto proximal del fémur.

M. FEMOROTIBIALIS INTERNUS (FTI; Fig. 21)

Se origina mediante fibras musculares en la superficie medial del fémur, comenzando distalmente al trocánter y a lo largo de la diáfisis femoral. La disposición de las fibras es unipinnada. Se inserta por medio de un tendón en la cabeza del tibiotalarso medialmente, por debajo de la banda patelar del *M. gastrocnemius*.

Variación interespecífica: Sin variación en la especies estudiadas.

M. FLEXOR CRURIS LATERALIS (FCRLP, FCRLA; Fig. 18,19 y 21)

Se sitúa caudal al fémur. Está dividido en dos partes: *pars pelvica* (FCRLP) y *pars accesoria* (FCRLA). La *pars pelvica* se origina por medio de fibras musculares en el extremo caudal de la cresta dorsolateral iliaca. Caudalmente el origen se prolonga por una aponeurosis hasta las vértebras caudales atravesando los músculos elevadores y depresores de la cola. Las fibras se disponen en paralelo dirigiéndose distalmente hasta alcanzar un rafe tendinoso que sirve de origen a la *pars accesoria*. Existe una conexión tendinosa entre el rafe y uno de los tendones de inserción del *M. flexor cruris medialis*. Las fibras de la *pars accesoria* se dirigen en paralelo hasta la región intercondilar del fémur donde se insertan fusionadas al origen de la *pars intermedia* del *M. gastrocnemius* y a continuación de la inserción del *M. puboischiofemoralis*.

Variación interespecífica: En *Vanellus vanellus*, *Limosa limosa* y *Limosa lapponica* e *Himantopus himantopus* el origen de la *pars pelvica* es tendinoso en el extremo caudal de la cresta dorsolateral iliaca. No obstante, en la última especie el paquete muscular es considerablemente más estrecho que en el resto de las especies estudiadas, careciendo además de *pars accesoria* y de rafe. En esta especie la inserción de este músculo se realiza por medio de dos tendones: uno que se une a la *pars intermedia* del *M. gastrocnemius* y otro en común con

el tendón de inserción del *M. flexor cruris medialis*. En *Charadrius hiaticula*, *Charadrius alexandrinus* y *Calidris alba*, el origen de la *pars pelvica* está adelantado con respecto a la especie de referencia, ocupando todo el tercio caudal de la cresta dorsolateral iliaca. En *Calidris alba* el origen es aponeurótico.

En *Gallinago gallinago* no existe conexión entre la *pars accesoria* y el *M. gastrocnemius*. En *Philomachus pugnax* no existe unión entre el rafe y el *M. flexor cruris medialis*.

M.FLEXOR CRURIS MEDIALIS (FCRM; Fig. 22 y 23)

Músculo alargado con forma de banda, está situado en la región caudolateral del muslo por debajo del *M. flexor cruris lateralis* y caudal al *M. puboischiofemoralis pars caudalis*. Posee un origen fibrilar en la superficie del isquion, dorsocaudalmente a la fenestra isquiopúbica. La disposición de las fibras es paralela insertándose por medio de dos tendones; uno, proximalmente a la superficie medial del tibiotarso entre la *pars intermedia* y la *pars medialis* del *M. gastrocnemius*; el otro sobre el rafe del *M. flexor cruris lateralis*.

Variación interespecífica: En *Limosa limosa*, *Limosa lapponica* y *Arenaria interpres* y *Calidris alba* el origen es aponeurótico. En *Tringa totanus* una aponeurosis conecta el tercio más distal del músculo a la *pars accesoria* del *M.*

flexor cruris lateralis y a la *pars intermedia* del *M. gastrocnemius*. En *Philomachus pugnax* no existe conexión con la *pars accesoria* del *M. flexor cruris lateralis*.

M. ILIOFEMORALIS (ILF; Fig. 20)

Músculo con forma de banda situado dorsalmente al *M. caudofemoralis*, por debajo del *M. iliofibularis* y por encima del *M. ischiofemoralis*. Se origina por medio de fibras musculares en la cresta dorsolateral del ileon, ventralmente y caudal a la fenestra ilioisquiádica. En la parte central del músculo existe una zona aponeurótica. La inserción es tendinosa en la parte proximal de la diáfisis femoral a la altura de la inserción del *M. iliotrochantericus cranialis*, pero caudomedialmente. Esta inserción está unida distalmente a la del *M. caudofemoralis*.

Variación interespecífica: En todas las especies pertenecientes a la familia Scolopacidae, el *M. iliofemoralis* está ausente. En *Himantopus himantopus* la inserción es fibrilar proximalmente, y tendinosa distalmente en común con el *M. caudofemoralis*. Carece de la zona aponeurótica central.

M. CAUDOFEMORALIS (CF; Fig. 20)

Músculo alargado y plano con forma de huso. Se origina por medio de un tendón ventralmente en el pigostilo. El

músculo, fundamentalmente paralelo, se inserta por medio de un tendón ancho en la mitad del fémur caudomedial, fusionado y distal a la inserción del *M. iliofemoralis*.

Variación interespecífica: En todas las especies pertenecientes a la familia Scolopacidae, excepto Calidris minuta, la inserción se desplaza proximalmente en el fémur hasta situarse justo distal a la inserción del *M. ischiofemoralis*. En Himantopus himantopus y Recurvirostra avosetta la inserción también se desplaza proximalmente en la diáfisis femoral, sin llegar a alcanzar la inserción del *M. ischiofemoralis*. En Haematopus ostralegus se inserta en común con el *M. iliofemoralis*.

M. ISCHIOFEMORALIS (ISF; Fig. 20 y 22)

Está situado por debajo del *M. iliofemoralis* ocupando la superficie lateral del ischion, en donde se origina por medio de fibras musculares, que también parten del borde ventral de la cresta dorsolateral iliaca. Las fibras se disponen en forma de abanico dando al músculo su forma característica. Se inserta por medio de un tendón ancho y plano en la superficie caudolateral del extremo proximal del fémur, al nivel de la inserción del *M. iliotrochantericus caudalis*.

Variación interespecífica: No existe variación entre las especies estudiadas.

M. OBTURATORIUS MEDIALIS (OM; Fig. 21)

Músculo plano de forma ovalada que ocupa la fenestra isquiopúbica en la superficie medial del isquion. Se origina por medio de fibras musculares en la superficie medial del isquion y del pubis. La disposición de sus fibras es bipinnada, convergiendo en un fuerte tendón central que pasa a través del foramen obturador insertándose en el trocánter del fémur proximalmente a la inserción del *M. obturatorius lateralis*.

Variación interespecífica: No se ha detectado ninguna variación entre las especies estudiadas.

M. OBTURATORIUS LATERALIS

Es un pequeño músculo que se origina fibrilarmente en el borde ventro-caudal del foramen obturador. Las fibras, en disposición paralela, se insertan en el trocánter del fémur distalmente al *M. obturatorius medialis*.

Variación interespecífica: Sin variación entre las especies consideradas en este estudio.

M. PUBOISCHIOFEMORALIS (PIFSP, PIFPR; Fig. 21,22 y 23)

Músculo alargado y ancho en forma de banda situado en la región caudal del muslo, cranealmente al *M. flexor cruris medialis* y cubierto por el *M. caudofemoralis* y el *M.*

iliofemoralis. Está compuesto de dos paquetes musculares paralelos. La *pars superficialis* (PIFSP) se origina fibrilarmente en el borde ventral del isquion, desde el foramen obturador hasta el primer tercio de la fenestra isquiopúbica. Las fibras, con disposición paralela, se insertan en la mitad distal del fémur laterocaudalmente. La *pars profundus* (PIFPR) queda parcialmente cubierta por la porción más caudal de la *pars superficialis*. Se origina mediante fibras musculares en el borde dorsal de la fenestra isquiopúbica, ocupando aproximadamente su tercio central. Es un músculo paralelo cuyas fibras se insertan mediante un tendón en el tercio distal del fémur laterocaudalmente, íntimamente asociado con el extremo más distal de la inserción de la *pars superficialis*, así como con la pars accesoria del *M. flexor cruris lateralis*.

Variación interespecífica: En Charadrius hiaticula, Charadrius alexandrinus, Himantopus himantopus, y Arenaria interpres no existe una clara diferenciación entre *pars superficialis* y *pars profundus*. En Tringa totanus y Recurvirostra avosetta el origen de la *pars superficialis* es aponeurótico. En Himantopus himantopus, Limosa limosa, Limosa lapponica y Philomachus pugnax todo el origen es aponeurótico.

M. AMBIENS (AM; Fig. 21)

Es un músculo fusiforme situado en la superficie medial del muslo. Se origina por medio de un fino tendón en el proceso pectinal de la pelvis. Es un músculo fundamentalmente paralelo, aunque hacia el origen y hacia la inserción es ligeramente bipinnado. Las fibras convergen en un tendón fino que alcanza el ligamento patelar atravesándolo en diagonal, tendón que se inserta en la cabeza del tibiotarso lateralmente, en común con el origen del *M. flexor perforatus digiti III* y *M. flexor perforatus digiti IV*.

Variación interespecífica: No existe variación entre las especies estudiadas.

M. GASTROCNEMIUS (GL, GI, GM; Fig. 18,19,20,21 y 22)

Ocupa la superficie lateral, caudal y medial del tibiotarso. Está dividido en tres partes: 1) *pars lateralis* (GL); 2) *pars intermedia* (GI); 3) *pars medialis* (GM).

La *pars lateralis* tiene un doble origen, una cabeza lateral se origina mediante un tendón en la superficie externa del cóndilo lateral del fémur. Una segunda cabeza medial a la anterior, se origina también mediante un tendón en la región poplitea.

La *pars intermedia* tiene un origen tendinoso en el cóndilo medial del fémur y en la región poplitea, en común con

la inserción de la pars profundus del *M. puboischiofemoralis* y con la pars accesoria del *M. flexor cruris lateralis*.

La *pars medialis* se origina por medio de fibras musculares en la superficie medial de la cabeza del tibiotarso, aunque también algunas fibras tendinosas tienen su origen en esta región. Una banda accesoria de fibras musculares (banda patelar) toma su origen en el ligamento patelar.

Las fibras en las tres partes, se dirigen unipinnadamente hacia un tendón de inserción que cubre la superficie del músculo. Los tres tendones se unen distalmente en un único tendón de inserción (tendón de Aquiles) que discurre caudalmente por la diáfisis del tibiotarso para insertarse en la superficie caudal del tarsometatarso, en su mitad proximal.

Variación interespecífica: La *pars lateralis* presenta una sola cabeza de origen en el cóndilo lateral del fémur en *Charadrius hiaticula*, *Charadrius alexandrinus*, *Limosa limosa*, *Limosa lapponica*, *Tringa totanus*, *Arenaria interpres*, *Philomachus pugnax*, *Calidris alba*, *Calidris alpina* y *Calidris minuta*. En *Recurvirostra avosetta* la cabeza medial de la *pars lateralis* se origina en común con la cabeza femoral de origen del *M. flexor perforatus digiti III*, *M. flexor perforatus digiti II* y *M. flexor perforatus digiti IV*.

La *pars medialis* se origina además mediante unas fibras tendinosas en el cóndilo medial del fémur en Vanellus vanellus, Limosa limosa y Limosa lapponica. En Tringa totanus la *pars medialis* se extiende laterocranealmente cubriendo la parte proximal del *M. fibularis longus*.

M. TIBIALIS CRANIALIS (TCR; Fig. 24A)

Está situado en la superficie craneal del tibiotarso profundamente al *M. fibularis longus*. Se origina por medio de dos cabezas, una cabeza tibial, fibrilar sobre la superficie de la cresta cnemial craneal, cresta cnemial lateral y sobre el borde de la cresta patelar; y una cabeza femoral, tendinosa sobre el cóndilo lateral cranealmente. La disposición de las fibras es bipinnada en cada cabeza convergiendo en un fuerte tendón que se extiende a través del ligamento transversal cruzando la articulación intratarsal hasta la superficie craneal del extremo proximal del tarsometatarso insertándose en un tubérculo. El paquete muscular ocupa algo menos de la mitad proximal del tibiotarso.

Variación interespecífica: Las diferencias afectan al tamaño relativo del paquete muscular con respecto a la longitud del tibiotarso. En Recurvirostra avosetta, Limosa limosa y Limosa lapponica ocupa el tercio proximal del tibiotarso, mientras que en Himantopus himantopus sólo ocupa

el cuarto proximal.

M. FIBULARIS LONGUS (FL; Fig. 18,19,20,22,23 y 24B)

Está situado en la superficie craneal del tibiotarso, superficial al *M. tibialis cranialis*. Es un músculo delgado y fundamentalmente plano. Se origina mediante una aponeurosis en la cresta cnemial lateral, cresta patelar y cresta cnemial craneal. De esta aponeurosis salen unas fibras que discurren en paralelo aproximadamente a lo largo de la mitad proximal del paquete muscular. A este nivel, aparece superficialmente el tendón de inserción hacia el cual se dirigen las fibras musculares, ahora en disposición unipinnada. En la mitad distal del paquete muscular, el tendón de inserción divide claramente al músculo en dos porciones, lateral y medial (Fig. 25A). El paquete muscular ocupa la mitad proximal del tibiotarso. El tendón de inserción discurre por el tibiotarso craneolateralmente hasta alcanzar el nivel del ligamento transversal, en donde se bifurca. La rama corta de esta bifurcación se inserta en el cartílago tibial. La rama larga cruza la articulación intratarsal lateralmente, para insertarse en el tendón de inserción del *M. flexor perforatus digiti III*.

Variación interespecífica: Las diferencias interespecíficas en este músculo afectan fundamentalmente a la

disposición y número de fibras, así como a la longitud relativa del paquete muscular. En Vanellus vanellus, Limosa limosa, Limosa lapponica, Calidris alba, Calidris minuta, Calidris alpina el número de fibras del paquete muscular aumenta con respecto a la especie de referencia reduciéndose la porción central del tendón de inserción que divide el paquete muscular en lateral y medial (Fig. 25B). Entre estas especies existen además diferencias en el tamaño relativo del paquete muscular con respecto a la longitud del tibiotarso. En Vanellus vanellus, al igual que en la especie de referencia, el paquete muscular ocupa la mitad proximal del tibiotarso, mientras que en Limosa limosa, Limosa lapponica, Calidris alba, Calidris minuta y Calidris alpina sólo ocupa el tercio proximal del tibiotarso.

Existe una tercera morfología para este músculo presente en Charadrius hiaticula y Tringa totanus. El número de fibras se incrementa en estas especies con respecto a las anteriores, al no estar desprovista de fibras la porción central del músculo (Fig. 25C). En ambas especies el paquete muscular ocupa el tercio proximal del tibiotarso.

En Haematopus ostralegus y Gallinago gallinago, la aponeurosis de origen se extiende por la superficie interna de los dos tercios proximales del paquete muscular. De ella salen fibras en disposición bipinnada que se dirigen hacia el tendón

de inserción que cubre la superficie de los tercios distales del paquete muscular (Fig. 25D). En las dos especies el paquete muscular ocupa aproximadamente la mitad del tibiotarso.

En Philomachus pugnax el músculo es típicamente bipinnado, en el que existe un tendón central de inserción al que convergen fibras lateral y medialmente (Fig. 25E). El paquete muscular en esta especie ocupa el tercio proximal del tibiotarso.

Recurvirostra avosetta e Himantopus himantopus a diferencia de las especies estudiadas presentan además de la cabeza tibial, una cabeza fibular que se origina mediante una aponeurosis en la cabeza de la fíbula. Las fibras de esta cabeza fibular se disponen en paralelo alcanzando el tendón de inserción de la cabeza tibial (Fig 25F). En la primera de estas especies la cabeza tibial es como la especie de referencia aunque ocupando el tercio proximal del tibiotarso. En Himantopus himantopus la cabeza tibial es como en Charadrius hiaticula ocupando el cuarto proximal del tibiotarso.

M. EXTENSOR DIGITORUM LONGUS (EDL; Fig. 24A y 27)

Es el músculo más profundo de la superficie craneal del tibiotarso, situándose inmediatamente por debajo del M.

tibialis cranialis. Se origina fibrilarmente en la cresta cnemial craneal, cresta cnemial lateral, así como a lo largo del cuarto proximal de la diáfisis del tibiotarso. En la mitad proximal del paquete muscular, las fibras convergen bipinnadamente en un tendón central, pero en su mitad distal el músculo se hace unipinnado por desaparición de las fibras laterales al tendón. El tendón de inserción cruza el ligamento transversal y la articulación intratarsal. Discurre cranealmente a lo largo del tarsometatarso, en cuyo extremo distal se ensancha formando un tendón plano que diverge en tres ramas que se insertan dorsalmente en el extremo distal de la falange ungual de los dedos II, III y IV.

Variación interespecífica: Las diferencias en este músculo afectan al tamaño relativo del paquete muscular con respecto al tibiotarso y a la porción de músculo unipinnado. En Himantopus himantopus el paquete muscular ocupa el quinto proximal, siendo unipinnado su tercio distal. En Tringa totanus y Charadrius hiaticula la longitud del músculo es de un tercio de la longitud del tibiotarso. En el resto de las especies el paquete muscular ocupa la mitad proximal del tibiotarso, ocupando la porción unipinnada en Gallinago gallinago y Philomachus pugnax algo más de la mitad distal del paquete muscular. En Charadrius alexandrinus el músculo es bipinnado en su totalidad, ocupando el tercio proximal del

tibiotarso.

M. PLANTARIS (PL; Fig. 26)

Es un pequeño músculo de pocos milímetros que se origina por medio de fibras musculares en la cabeza del tibiotarso caudomedialmente. Las fibras se disponen fundamentalmente en paralelo y distalmente se unen a un tendón de inserción que recorre el tibiotarso medialmente para insertarse en el cartílago tibial.

Variación interespecífica: Ninguna.

M. FIBULARIS BREVIS (FB; Fig. 27)

Este pequeño músculo fusiforme se origina fibrilarmente en la superficie medial del extremo distal de la fíbula y en la zona adyacente del tibiotarso. Las fibras convergen en un tendón que recorre el tibiotarso lateralmente, insertándose, después de atravesar la articulación intratarsal, en el extremo proximal del tarsometatarso.

Variación interespecífica: Ninguna.

M. FLEXOR PERFORANS ET PERFORATUS DIGITI II (FPPDII; Fig. 18,19,20,22,23 y 28)

Está situado en la superficie lateral del tibiotarso, craneal a la *pars lateralis* del *M. gastrocnemius* y por encima

del *M. flexor perforans et perforatus digiti III*. Posee dos cabezas de origen de tipo tendinoso: una cabeza femoral que se origina sobre el cóndilo lateral del fémur, y una tibial que se origina sobre la cresta cnemial lateral y el ligamento patelar, siendo este origen común con el del *M. flexor perforans et perforatus digiti III*. Las fibras en disposición fundamentalmente paralela se dirigen hacia un tendón de inserción que cubre superficialmente los dos tercios distales del paquete muscular, y que divide al mismo en dos porciones, craneal y caudal. El tendón de inserción pasa a través del cartílago tibial, continuando a lo largo del tarsometatarso hasta alcanzar la base del dedo II, donde perfora el tendón del *M. flexor perforatus digiti II*. El tendón continúa ventralmente a lo largo de la primera falange del dedo II y se inserta, después de ser perforado por el *M. flexor digitorum longus* en la base de la segunda falange.

Variación interespecífica: Cinco son las especies que no se ajustan al patrón general. En *Calidris alba*, *Charadrius hiaticula*, *Charadrius alexandrinus* y *Gallinago gallinago*, el origen tendinoso de la cabeza tibial continúa distalmente hasta alcanzar el tendón de inserción, no existiendo por tanto, fibras musculares en la mitad craneal del paquete muscular (disminución del número de fibras con respecto a la especie de referencia). En *Philomachus pugnax*, la cabeza

tibial es igual que en estas cuatro especies anteriores, pero la femoral se origina mediante fibras musculares en el cóndilo lateral del fémur y mediante un tendón profundo. Las fibras de esta cabeza se dirigen en disposición unipinnada hacia un tendón de inserción que se extiende prácticamente por toda la superficie externa del paquete muscular. En Haematopus ostralegus no existe cabeza tibial y la femoral es como en Philomachus pugnax.

M. FLEXOR PERFORANS ET PERFORATUS DIGITI III (FPPDIII; Fig. 24B y 28)

Está situado por debajo del *M. flexor perforans et perforatus digiti II*, con el cual tiene todo el origen en común. El paquete muscular ocupa aproximadamente la mitad proximal del tibiotarso. Las fibras se disponen bipinnadamente, dirigiéndose hacia un tendón de inserción que pasa a través del cartílago tibial y recorre el tarsometatarso caudalmente hasta alcanzar la primera falange del dedo II, donde perfora al *M. flexor perforatus digiti III*. Se inserta en la base de la segunda falange después de ser perforado por el *M. flexor digitorum longus*.

Variación interespecífica: En Himantopus himantopus el origen sobre el cóndilo lateral está unido al del *M. flexor perforatus digiti II*. En Recurvirostra avosetta este origen se

une al *M. flexor perforatus digiti III*. En Tringa totanus el origen femoral es en común con el *M. flexor perforatus digiti III* y al *M. flexor perforatus digiti II*. En Calidris alba y Haematopus ostralegus la cabeza femoral se une a la del *M. flexor perforatus digiti IV*.

M. FLEXOR PERFORATUS DIGITI III (FPDIII; Fig. 23,24B y 28)

Está situado en la superficie caudal del tibiotarso por encima del *M. flexor perforatus digiti II*. Se origina por medio de dos cabezas tendinosas; una en la región intercondilar del fémur (cabeza femoral) en común con la cabeza medial del *M. flexor perforatus digiti IV*, y otra en la cabeza de la fíbula (cabeza fibular). La disposición de las fibras de la cabeza femoral es unipinnada de tendón de origen a tendón de inserción, mientras que en la fibular es fundamentalmente paralela. Todas las fibras se unen al tendón de inserción que cubre superficialmente el paquete muscular, pasando a través del cartílago tibial hasta llegar a la base del tarsometatarso. Se inserta en la base de la primera falange después de ser perforado por el *M. flexor perforans et perforatus digiti III* y el *M. flexor digitorum longus*. En la mitad proximal del tarsometatarso el tendón de inserción se une por un vínculo se une al tendón de inserción del *M. fibularis longus*.

Variación interespecífica: En Recurvirostra avosetta, Limosa limosa y Limosa lapponica, la cabeza fibular se desplaza hasta el cóndilo lateral del fémur, donde se origina en común con el *M. flexor perforatus digiti II* y *M. flexor perforatus digiti IV*. En Haemotopus ostralegus, Calidris alba, Calidris alpina y Calidris minuta la cabeza fibular ha desaparecido. Sin embargo, en estas cuatro especies el *M. flexor perforatus digiti III* no es morfológicamente igual; en el ostrero está íntimamente asociado al *M. flexor digiti IV* en toda su longitud, mientras que en los tres correlimos, los dos músculos son independientes a partir de su origen.

M. FLEXOR PERFORATUS DIGITI IV (FPDIV; Fig. 23,24A,B y 28)

Se origina por medio de dos cabezas tendinosas entre las que se inserta el *M. iliofibularis*. La cabeza medial se origina en la región intercondilar en común con los músculos originados en dicha región. La cabeza lateral se origina en la base del cóndilo lateral del fémur caudalmente. Las fibras en disposición unipinnada se unen al tendón de inserción que discurre laterocaudalmente por el tibiotarso y tarsometatarso. A la altura de la base de la primera falange es perforado por el *M. flexor digitorum longus*. La inserción se efectúa en la base de la cuarta falange, mandando ramas a cada una de las falanges restantes.

Variación interespecífica: En Limosa limosa y Limosa lapponica la cabeza lateral se desplaza hacia afuera para originarse en la superficie externa del cóndilo lateral del fémur en común con la cabeza lateral del *M. flexor perforatus digiti II*. En Vanellus vanellus y Charadrius hiaticula, Gallinago gallinago, Tringa totanus, Arenaria interpres y Philomachus pugnax la cabeza lateral se desplaza hasta la fibula en cuya cabeza se origina caudalmente en común con el *M. flexor perforatus digiti III*. En Recurvirostra avosetta sólo existe cabeza medial cuyo origen en es común, además de con el *M. flexor perforatus digiti II*, con la cabeza lateral de la pars lateralis del *M. gastrocnemius* y con la cabeza femoral del *M. flexor perforatus digiti II*.

M. FLEXOR PERFORATUS DIGITI II (FPDII; Fig. 27 y 28)

Es el más pequeño de los flexores, se sitúa profundamente al *M. flexor perforatus digiti III*, originándose por medio de fibras tendinosas en el cóndilo lateral del fémur caudalmente. Las fibras, en disposición unipinnada, se dirigen hacia un tendón de inserción que cubre superficialmente los dos tercios distales del paquete muscular. El tendón de inserción discurre caudalmente por el tibiotarso, atraviesa el cartílago tibial y sigue por el tarsometatarso caudalmente. Se inserta en la base de la primera falange después de ser perforado por el *M.*

flexor perforans et perforatus digiti II y por el *M. flexor digitorum longus*

Variación interespecífica: En este músculo la variación afecta a la aparición de una cabeza adicional de origen variable. En Himantopus himantopus, Recurvirostra avosetta, Haematopus ostralegus, Gallinago gallinago, Limosa limosa y Limosa lapponica existe una cabeza lateral tendinosa que toma su origen en el cóndilo lateral del fémur externamente. En Arenaria interpres esta cabeza adicional se origina en la cabeza de la fíbula caudalmente.

M. FLEXOR HALLUCIS LONGUS (FHL; Fig. 27)

Está situado por debajo del *M. flexor perforatus digiti II* y por encima del *M. flexor digitorum longus*. Se origina fibrilarmente en la cabeza del tibiotarso caudalmente. Las fibras se dirigen en disposición bipinnada hacia un tendón central de inserción que discurre caudalmente por el tibiotarso y tarsometatarso después de atravesar el cartílago tibial. Se inserta en la base de la falange unguinal del hallux después de perforar al *M. flexor hallucis brevis* y de mandar fibras tendinosas a la rama del dedo II del *M. flexor digitorum longus*. El tendón del *M. flexor hallucis longus* y del *M. flexor digitorum longus* se unen mediante un vínculo aproximadamente hacia la mitad del tarsometatarso.

Variación interespecífica: En Himantopus himantopus, y Haematopus ostralegus el origen es común con el *M. flexor perforatus digiti II*, *M. flexor perforatus digiti III* y *M. flexor perforatus digiti IV*. En Philomachus pugnax el origen es común con el *M. flexor perforatus digiti III*. En Calidris alba el paquete muscular está reducido a pocos milímetros, uniéndose distalmente al *M. flexor digitorum longus*; no tiene conexión con el hallux ya que carece de él.

M. FLEXOR DIGITORUM LONGUS (FDL; Fig. 26 y 28)

Es el músculo más profundo de los situados en el tibiotalarso caudalmente. Se origina fibrilarmente por dos cabezas: una lateral desde la cabeza de la fíbula caudalmente, y desde la superficie caudolateral del extremo proximal del tibiotalarso. Otra cabeza medial se origina en la superficie caudal del extremo proximal del tibiotalarso, lateral al origen del *M. plantaris*. Las fibras, con una disposición bipinnada convergen en un tendón central que corre a lo largo del tibiotalarso, pasa a través del cartílago tibial y del hipotalarso hasta la base del tarsometatarso, donde se divide mandando una rama a los dedos II, III, IV. Cada rama se inserta en la falange ungual de dichos dedos. El tendón del *M. flexor digitorum longus* y el del *M. flexor hallucis longus* se unen por un vínculo distalmente al hipotalarso.

Variación interespecífica: Himantopus himantopus presenta una cabeza adicional de origen fibrilar situada medialmente a la cabeza medial. En Calidris alba la unión con el *M. flexor hallucis longus* se produce distalmente en el tarsometatarso.

M. POPLITEUS (PO; Fig. 26)

Es un pequeño músculo de pocos milímetros situado en la superficie caudal del extremo proximal del tibiotarso, profundamente al resto de los músculos de esa región. Se origina mediante fibras musculares en la superficie caudal de la fíbula, distal a la cabeza fibular caudalmente. Las fibras con una disposición en general paralela se insertan en la cresta poplitea del tibiotarso.

Variación interespecífica: No existe variación entre las especies estudiadas.

M. EXTENSOR HALLUCIS LONGUS (EHL; Fig. 29A y B)

Es un músculo delgado que se origina por medio de fibras musculares en la superficie anteromedial del tarsometatarso, proximal y anterior a la base del hallux. Se inserta por medio de un tendón en el extremo proximal de la falange ungual del hallux, dorsalmente.

Variación interespecífica: En Charadrius hiaticula, Haematopus ostralegus, Himantopus himantopus y Calidris alba

no se ha encontrado este músculo.

M. FLEXOR HALLUCIS BREVIS (FHB; Fig. 29A y B)

Se origina por medio de fibras musculares en la base del hipotarso caudomedialmente. El tendón de inserción recorre el tarsometatarso y se inserta en la base de la primera falange del hallux.

Variación interespecífica: En Charadrius hiaticula e Himantopus himantopus no se ha encontrado este músculo. En Haematopus ostralegus y Calidris alba se une proximalmente al tendón del *M. adductor digiti II*.

M. ABDUCTOR DIGITI IV (ABDIV; Fig. 29B)

Se origina fibrilarmente en la base del hipotarso, caudolateralmente. Se inserta por medio de un tendón fino que recorre el tarsometatarso hasta la base de la primera falange del dedo IV.

Variación interespecífica: No se ha encontrado variación entre las especies estudiadas.

M. EXTENSOR BREVIS DIGITI IV (EBDIV; Fig. 29A)

Se origina por medio de fibras musculares en el tercio proximal del tarsometatarso cranealmente. Se inserta por medio de un tendón a través de la incisura intertroclear lateral en

la superficie dorsolateral del dedo IV.

Variación interespecífica: No existe variación entre las especies estudiadas.

M. ABDUCTOR DIGITI II (ABDII; Fig. 29A)

Este músculo se origina por medio de fibras musculares en la parte distal del tarsometatarso caudalmente. Se inserta tendinosamente en la base de la primera falange del dedo II, medialmente.

Variación interespecífica: No se ha encontrado entre las especies estudiadas.

M. ADDUCTOR DIGITI II (ADDII; Fig. 29B)

Se origina fibrilarmente en la superficie caudal del extremo proximal del tarsometatarso y distalmente al origen del *M. abductor digiti IV*. Se inserta por medio de un tendón en la base de la primera falange del dedo II.

Variación interespecífica: No existe variación entre las distintas especies.

M. EXTENSOR BREVIS DIGITI III (EBDIII; Fig. 29A)

Origen fibrilar en el extremo distal del tarsometatarso. Se inserta por un tendón a través de la incisura intertroclear medial en la superficie dorsal de la primera falange del dedo

III.

Variación interespecífica: No existe variación entre las especies estudiadas.

Los resultados del cálculo de la velocidad de contracción para cada músculo se muestran en la tabla 5 y en la figura 30. Se pueden observar distintas tendencias entre los músculos. Tanto el *M. iliofibularis*, como el *M. tibialis cranialis*, presentan muy poca variación entre las especies, obteniéndose un valor de velocidad de contracción casi constante. Las mayores variaciones aparecen en el *M. flexor digitorum longus* y el *M. iliotibialis cranialis*. Por otra parte se puede observar una variación casi sincrónica entre el *M. iliotibialis lateralis* y el *M. gastrocnemius*.

MUSCULO	ORIGEN LUGAR / TIPO	DISPOSICION DE LAS FIBRAS	INSERCIÓN LUGAR / TIPO	FUNCION
<u>M. iliotibialis cranialis</u>	Cresta dorsolateral iliaca / aponeurótico	Paralela	Patela, cabeza del tibiotalarso/tendinoso	Flexiona el fémur
<u>M. iliotibialis lateralis</u>	Cresta dorsal y dorsolateral iliaca / aponeurótico	Bipinnada	Patela, cabeza del tibiotalarso / tendinoso	Extiende el tibiotalarso
<u>M. iliotalarcticus caudalis</u>	Fosa dorsal iliaca / muscular	Unipinnada*	Fémur proximal y lateral / tendinoso	Flexiona o extiende el fémur ?
<u>M. iliotalarcticus cranialis</u>	Borde ventral ileon preacetabular / muscular	Paralelo	Fémur proximal y lateral / tendinoso	Flexiona y rota medialmente el fémur
<u>M. iliofemoralis internus</u>	Borde ventral ileon preacetabular / muscular	Paralelo	Fémur proximal medial / muscular	Flexiona y adduce el fémur
<u>M. gluteus medius et minimus</u>	Ileon dorsal al acetábulo / muscular	Bipinnada	Fémur proximal lateral / tendinoso	Abduce el fémur
<u>M. iliofibularis</u>	Cresta dorsolateral iliaca / muscular	Bipinnada	Fíbula proximal / tendinoso	Flexiona el tibiotalarso
<u>M. femoralis lateralis</u>	Fémur proximal lateral / muscular	Unipinnada	Patela, cabeza del tibiotalarso / tendinoso	Extiende el tibiotalarso
<u>M. femoralis medius</u>	Cresta trocantérica / tendinoso Fémur proximal lateral	Unipinnada	Cabeza del tibiotalarso / tendinoso	Extiende el tibiotalarso
<u>M. femoralis internus</u>	Fémur proximal medial / muscular	Unipinnada	cabeza del tibiotalarso / tendinoso	Rota el fémur medialmente
<u>M. flexor cruris lateralis</u>	Extremo caudal del ileon y vertebras caudales adyacentes / muscular	Paralela	Fémur y tibiotalarso proximal medialmente / muscular	Extiende el fémur y flexiona el tibiotalarso
<u>M. flexor cruris medialis</u>	Superficie del isquion, caudolateral a la fenestra isquiopúbica / muscular	Paralela	Tibiotalarso proximal medialmente / tendinoso	Extiende el fémur y flexiona el tibiotalarso
<u>M. iliofemoralis</u>	Cresta dorsolateral iliaca / muscular	Paralela	Fémur caudomedial / tendinoso	Retrae el fémur
<u>M. caudofemoralis</u>	Pigostilo / tendinoso	Paralela	Fémur caudomedial / tendinoso	Retrae el fémur, baja la cola ?
<u>M. ischiofemoralis</u>	Superficie lateral del isquion / muscular	Unipinnada	Fémur proximal caudolateral / tendinoso	Rota el fémur lateralmente y extiende el fémur
<u>M. obturatorius medialis</u>	Superficie medial del isquion y pubis / muscular	Paralela	Trocánter del fémur / tendinoso	Postural

MUSCULO	ORIGEN LUGAR / TIPO	DISPOSICION DE LAS FIBRAS	INSERCIÓN LUGAR / TIPO	FUNCION
<u>M. obturatorius lateralis</u>	Borde ventrocaudal del foramen obturador / muscular	Paralela	Trocánter del fémur / tendinoso	Postural
<u>M. puboischiofemorális</u>	Borde ventral isquion y borde dorsal fenestra isquiopubica / muscular	Paralela	Fémur distal laterocaudal / tendinoso	Extiende el fémur
<u>M. ambiens</u>	Proceso pectínal de la pelvis / tendinoso	Paralela	Cabeza del tibiotalso lateralmente y origen de los flexores de los dedos / tendinoso	Ayuda a los flexores, adduce el fémur ?
<u>M. gastrocnemius</u>	Fémur distal / tendinoso Tibiotalso proximal / muscular	Unipinnada	Tarsometatarso proximal y caudal / tendinoso	Extiende el tarsometatarso
<u>M. tibialis cranialis</u>	Cabeza tibiotalso cranealmente / muscular Fémur distal laterocraneal / tendinoso	Bipinnada	Tarsometatarso proximal y craneal / tendinoso	Flexiona el tarsometatarso
<u>M. fibularis longus</u>	Cabeza del tibiotalso cranealmente / aponeurótico	Paralelo / unipinnada	Cartilago tibial y tendón del <u>Flexor perforatus digiti III</u> / tendinoso	Extiende el tarsometatarso y asiste al <u>Flexor perforatus digiti III</u>
<u>M. extensor digitorum longus</u>	Tibiotalso cranealmente / muscular	Bipinnada / unipinnada	Falange ungual dedos II, III y IV dorsalmente / tendinoso	Extiende los dedos II, III y IV, y flexiona el tarsometatarso .
<u>M. Plantaris</u>	Cabeza del tibiotalso caudomedialmente / muscular	Bipinnada	Cartilago tibial / tendinoso	Extiende el tarsometatarso
<u>M. fibularis brevis</u>	Fíbula distal y medial / muscular	Bipinnada	Tarsometatarso proximal lateralmente / tendinoso	Rota medialmente el tarsometatarso
<u>M. flexor perforans et perforatus digiti II</u>	Fémur distal lateral y tibiotalso craneal / tendinoso	Paralela	Superficie plantar del dedo II / tendinoso	Flexiona el dedo II
<u>M. flexor perforans et perforatus digiti III</u>	Fémur distal lateral y tibiotalso craneal / tendinoso	Bipinnada	Superficie plantar del dedo III / tendinoso	Flexiona el dedo III
<u>M. flexor perforatus digiti III</u>	Región poplíteas y cabeza fibular / tendinoso	Unipinnada / Paralela	Superficie plantar del dedo III / tendinoso	Flexiona el dedo III
<u>M. flexor perforatus digiti IV</u>	Región poplíteas / tendinoso	Unipinnada	Superficie plantar del dedo IV / tendinoso	Flexiona el dedo IV
<u>M. flexor perforatus digiti II</u>	Región poplíteas / tendinoso	Unipinnada	Superficie plantar del dedo II / tendinoso	Flexiona el dedo II

MUSCULO	ORIGEN LUGAR // TIPO	DISPOSICION DE LAS FIBRAS	INSERCIÓN LUGAR // TIPO	FUNCION
<u>M. flexor hallucis longus</u>	Cabeza del tibiotarso caudalmente / muscular	Bipinnada	Superficie plantar del hallux y tendón del <u>flexor digitorum longus</u> / tendinoso	Flexiona el hallux y extiende el tarsometatarso
<u>M. flexor digitorum longus</u>	Cabeza fibular caudalmente, tibiotarso proximal caudalmente / muscular	Bipinnada	Superficie plantar de los dedos II, III y IV / tendinoso	Flexiona a la vez los dedos II, III y IV, y extiende el tarsometatarso
<u>M. popliteus</u>	Cabeza fibular caudalmente / muscular	Paralela	Cresta poplitea del tibiotarso / tendinoso	Incierta
<u>M. extensor hallucis longus</u>	Tarsometatarso proximal y anteromedial / muscular	Bipinnada	Dorsalmente en la primera falange del hallux / tendinoso	Extiende el hallux
<u>M. flexor hallucis brevis</u>	Base del hipotarso caudomedial / muscular	Bipinnada	Base falange proximal del hallux / tendinoso	Flexiona el hallux
<u>M. abductor digiti IV</u>	Base del hipotarso caudolateral / muscular	Unipinnada	Base falange proximal dedo IV / tendinoso	Abduce el dedo IV
<u>M. extensor brevis digiti IV</u>	Tarsometatarso craneal / muscular	Bipinnada	Superficie dorsolateral falange proximal dedo IV / tendinoso	Extiende y adduce el dedo IV
<u>M. abductor digiti II</u>	Tarsometatarso distal y caudal / muscular	Unipinnada	Superficie dorsomedial falange proximal dedo II / tendinoso	Abduce el dedo II
<u>M. adductor digiti II</u>	Tarsometatarso proximal / muscular	Unipinnada	Superficie lateral falange proximal dedo II / tendinoso	Adduce el dedo II
<u>M. extensor brevis digiti III</u>	Tarsometatarso distal / muscular	Unipinnada	Dorsalmente falange proximal dedo III	Extiende el dedo III

Tabla 4.- Descripción general de la musculatura de la extremidad posterior y de la función desarrollada por cada músculo.

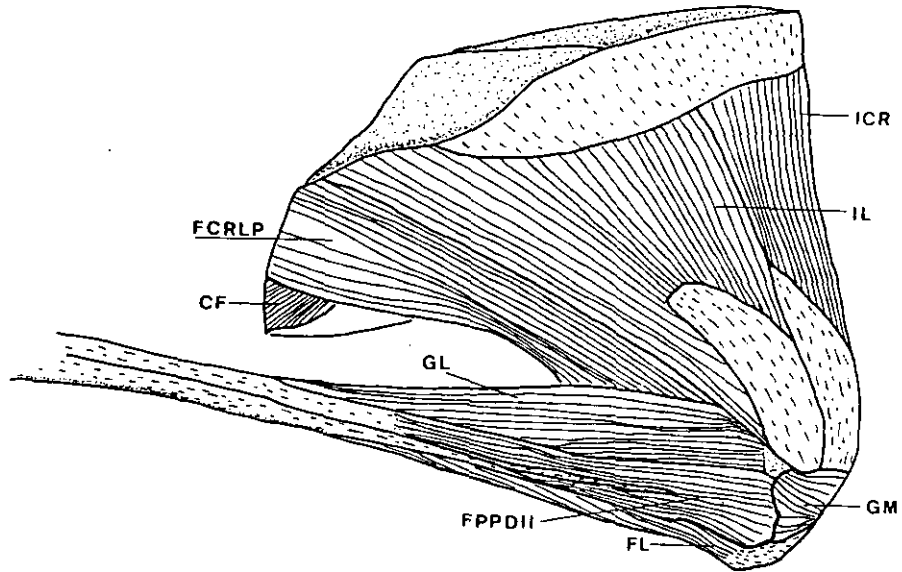


Fig. 18.- Vista lateral de la musculatura superficial del muslo y de la pata de Pluvialis squatarola. Abreviaturas de los músculos para las figuras 18-29: **ABDII**, abductor digiti II; **ABDIV**, abductor digiti IV; **ADDII**, adductor digiti II; **EBDIII**, extensor brevis digiti III; **EBDIV**, extensor brevis digiti IV; **CF**, caudofemoralis; **EDL**, extensor digitorum longus; **EHL**, extensor hallucis longus; **FB**, fibularis brevis; **FCRLA**, flexor cruris lateralis pars accesoria; **FCRLP**, flexor cruris lateralis pars pelvica; **FCRM**, flexor cruris medialis; **FDL**, flexor digitorum longus; **FHB**, flexor hallucis brevis; **FHL**, flexor hallucis longus; **FL**, fibularis longus; **FPDII**, flexor perforatus digiti II; **FPDIII**, flexor perforatus digiti III; **FPDIV**, flexor perforatus digiti IV; **FPPDII**, flexor perforatus et perforans digiti II; **FPPDIII**, flexor perforatus et perforans digiti III; **FTED**, femorotibialis externus pars distalis; **FTEP**, femorotibialis externus pars proximalis; **FTI**, femorotibialis internus; **FTM**, femorotibialis medius; **GI**, gastrocnemius pars intermedia; **GL**, gastrocnemius pars lateralis; **GM**, gastrocnemius pars medialis; **ICR**, iliotibialis cranialis; **IF**, iliofibularis; **IL**, iliotibialis lateralis; **ITCA**, iliotrochantericus caudalis; **ITCR**, iliotrochantericus cranialis; **OM**, obturatorius medialis; **PIFPR**, puboischiofemoralis pars profundus; **PIFSP**, puboischiofemoralis pars superficialis; **PL**, plantaris; **PO**, popliteus; **TCR**, tibialis cranialis.

Fig. 19

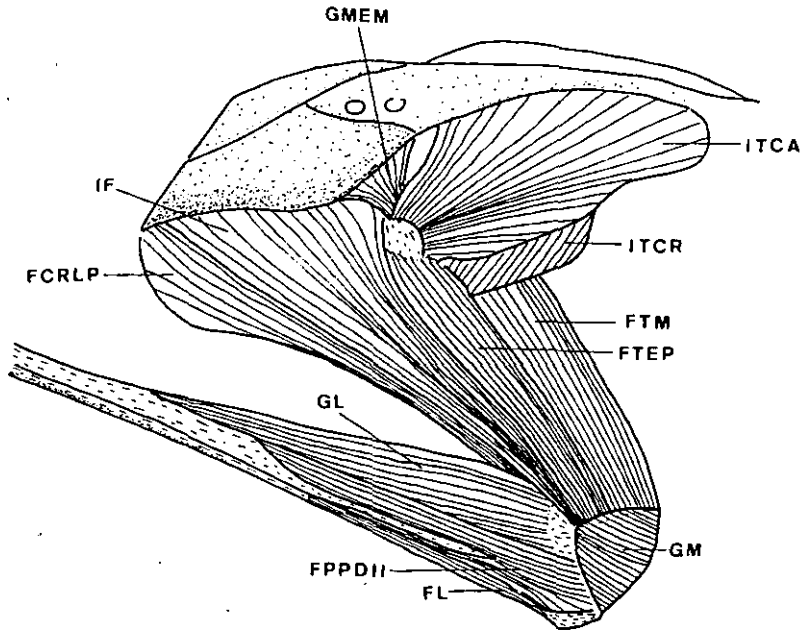


Fig. 20

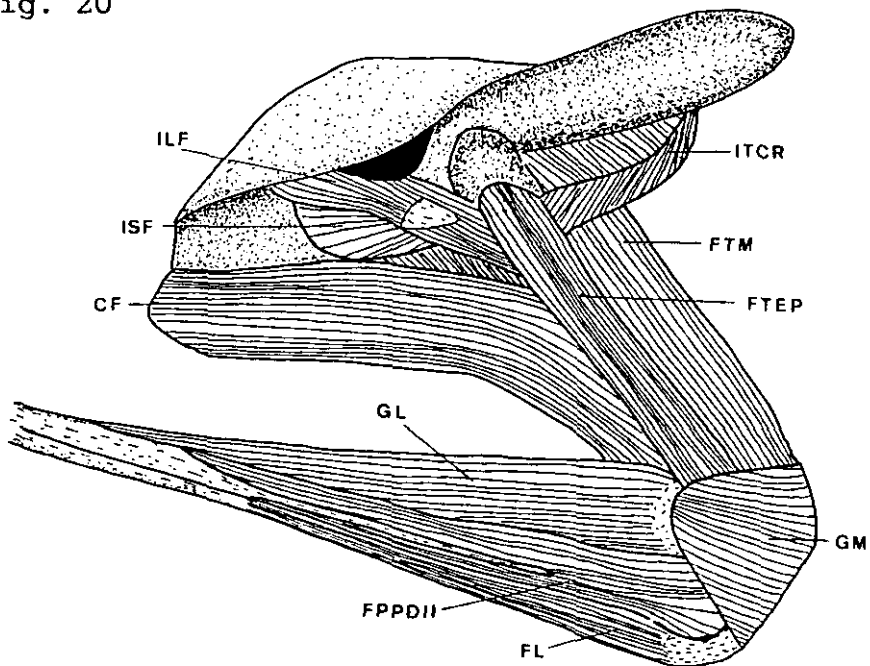


Fig. 19 y 20.- Vista lateral de los músculos del muslo y de la pata.

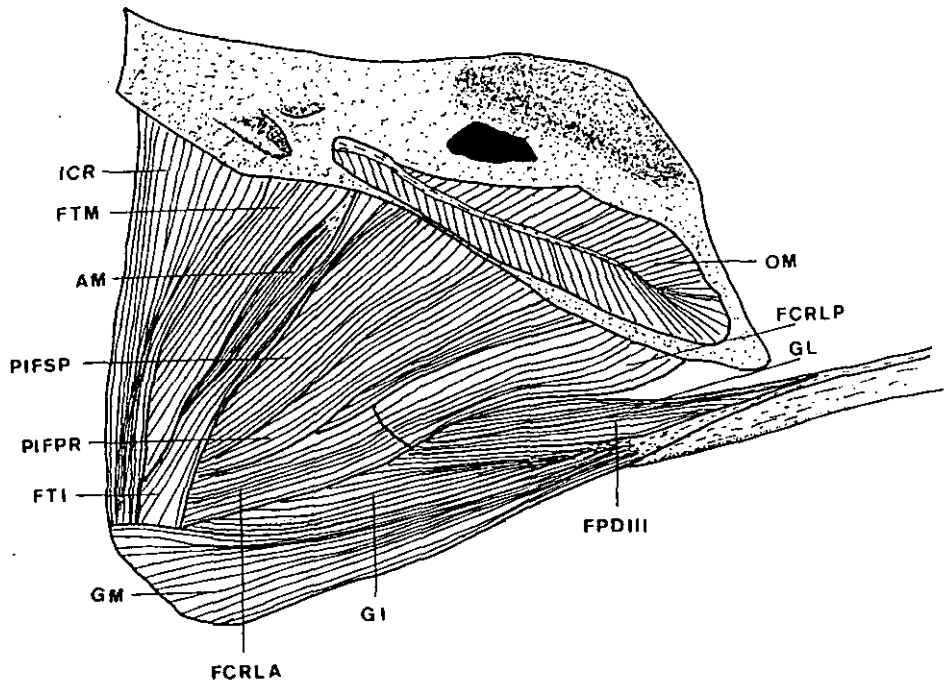


Fig. 21.- Vista medial de los músculos del muslo y de la pata.

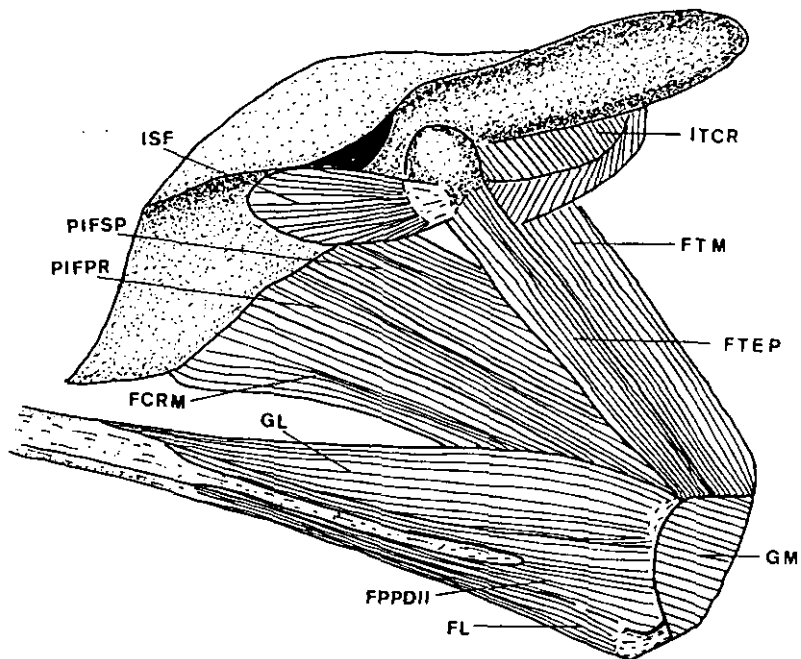


Fig. 22.- Vista lateral de los músculos profundos del muslo y superficiales de la pata.

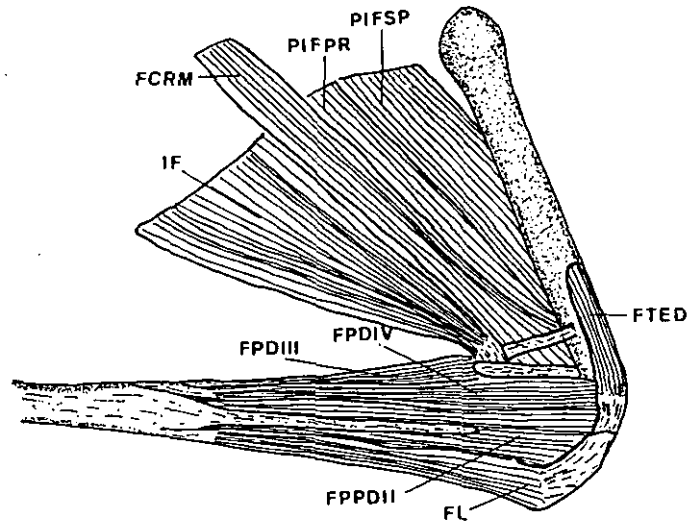


Fig. 23.- Vista lateral de los músculos profundos del muslo y superficiales de la pata.

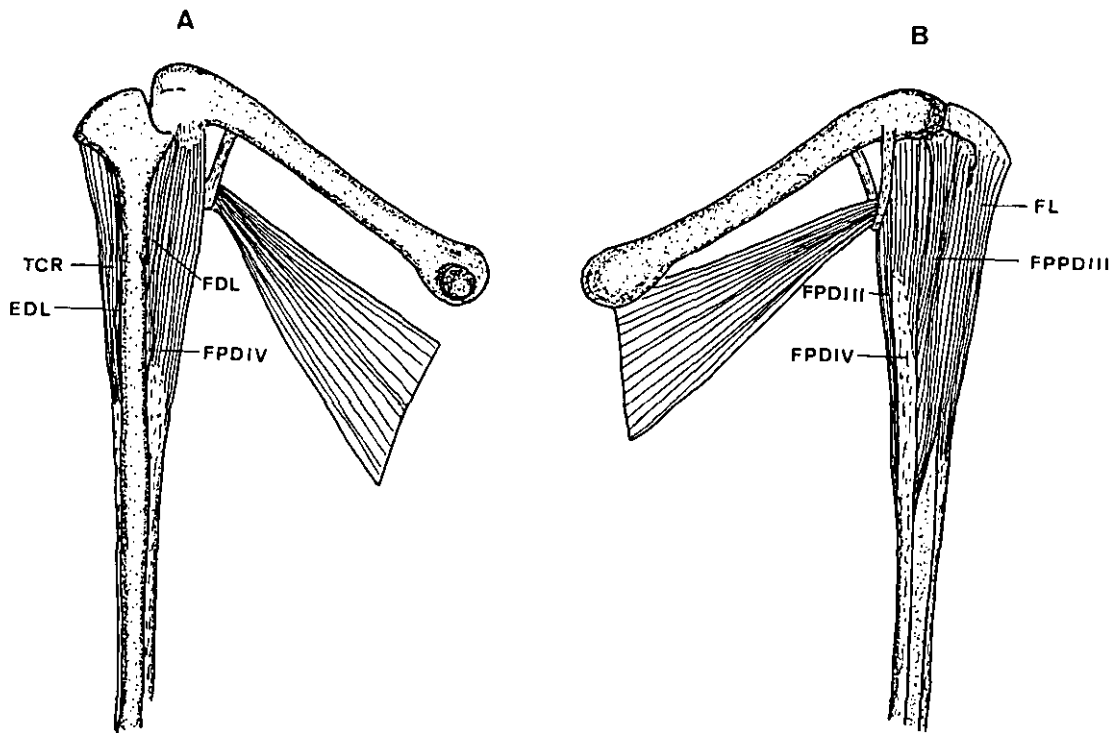


Fig. 24.- A) Vista medial de los músculos de la pata. B) Vista lateral de los músculos de la pata.

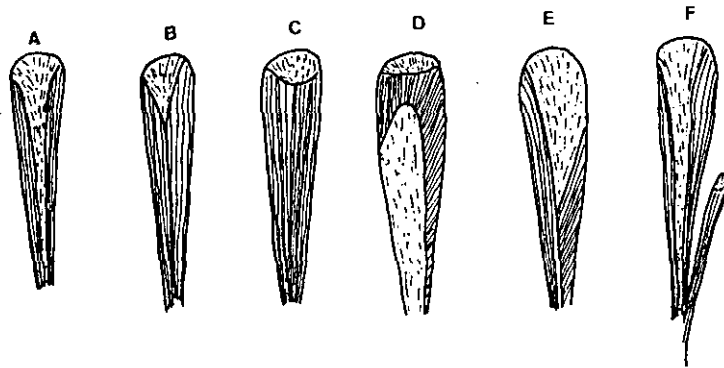


Fig. 25.- Variación morfológica que presenta el músculo *fibularis longus* en el paquete muscular (ver texto).

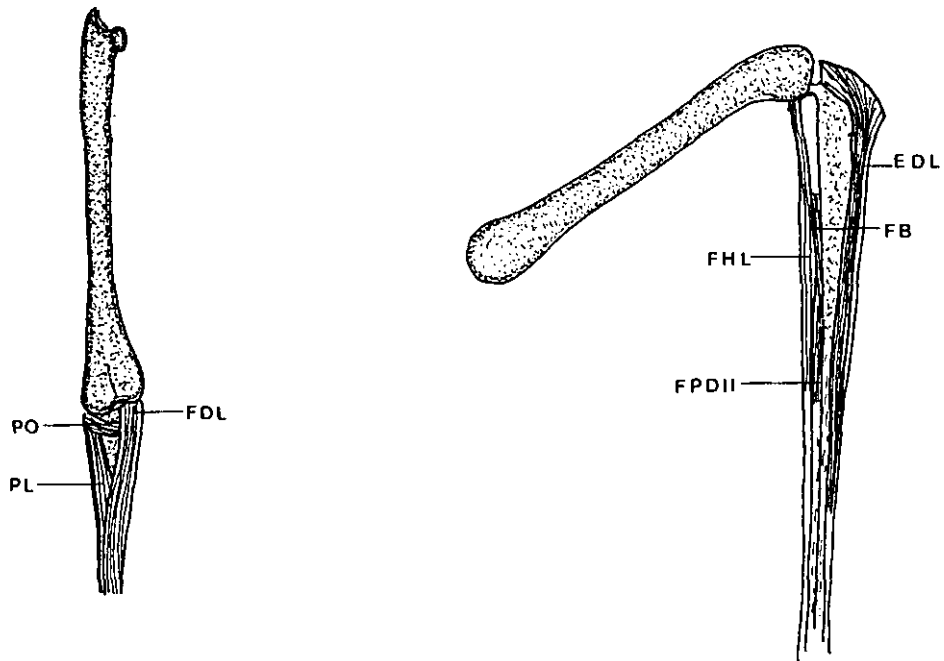


Fig. 26.- Vista caudal de la musculatura profunda de la pata.

Fig. 27.- Vista lateral de la musculatura profunda de la pata.

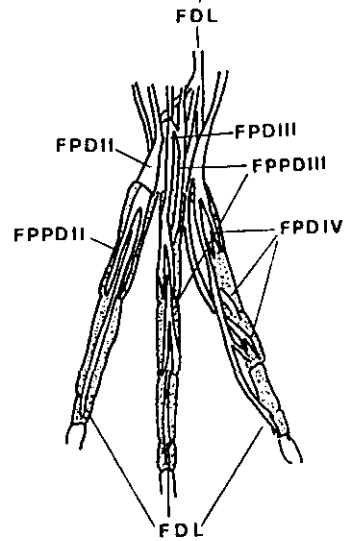


Fig. 28.- Inserción de los distintos flexores de los dedos.

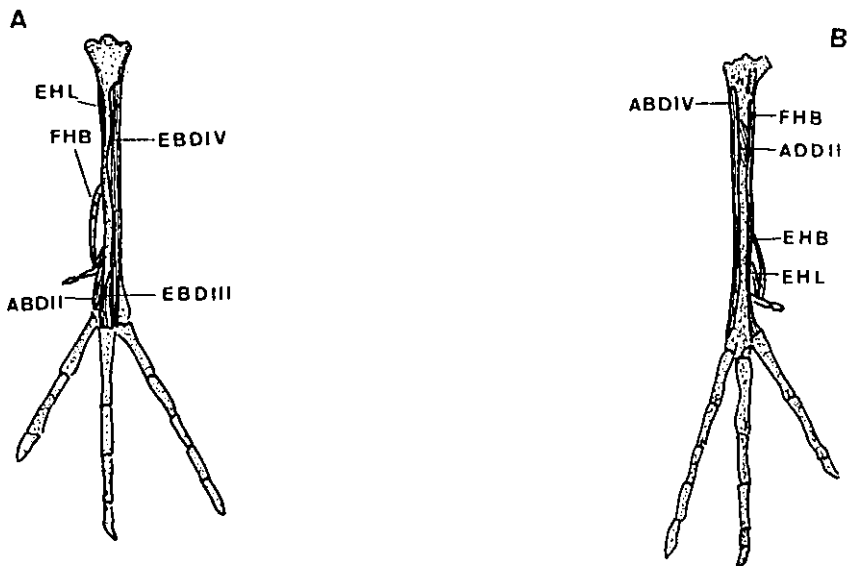


Fig. 29.- A) Vista craneal de la musculatura del tarsometatarso.
B) Vista caudal de la musculatura del tarsometatarso.

ESPECIE	ICR	IL	IF	G	TCR	FDL
<i>V. vanellus</i>	1.58	0.31	0.083	0.22	0.30	1.49
<i>Ch. alexandrinus</i>	1.80	0.46	0.084	0.29	0.29	1.12
<i>Ch. hiaticula</i>	1.85	0.50	0.082	0.34	0.35	1.14
<i>P. squatarola</i>	1.66	0.36	0.10	0.26	0.26	1.09
<i>H. ostralegus</i>	1.57	0.45	0.11	0.27	0.27	1.02
<i>H. himantopus</i>	1.51	0.16	0.04	0.17	0.25	1.40
<i>R. avosetta</i>	1.49	0.23	0.06	0.20	0.28	1.10
<i>G. gallinago</i>	1.73	0.38	0.079	0.25	0.32	0.45
<i>L. limosa</i>	1.89	0.38	0.058	0.28	0.30	1.20
<i>L. lapponica</i>	1.75	0.45	0.083	0.33	0.30	1.35
<i>T. totanus</i>	1.60	0.30	0.093	0.21	0.24	1.06
<i>A. interpres</i>	1.63	0.39	0.11	0.36	0.34	0.93
<i>P. pugnax</i>	1.67	0.38	0.094	0.19	0.23	0.94
<i>C. alba</i>	1.84	0.52	0.10	0.33	0.29	1.20
<i>C. alpina</i>	1.85	0.48	0.10	0.26	0.34	0.99
<i>C. minuta</i>	1.93	0.44	0.081	0.31	0.31	0.94

Tabla 5.- Valores de la velocidad de contracción estimada en los músculos seleccionados (ver Material y Métodos) de la extremidad posterior. Abreviaturas dadas en la figura 18.

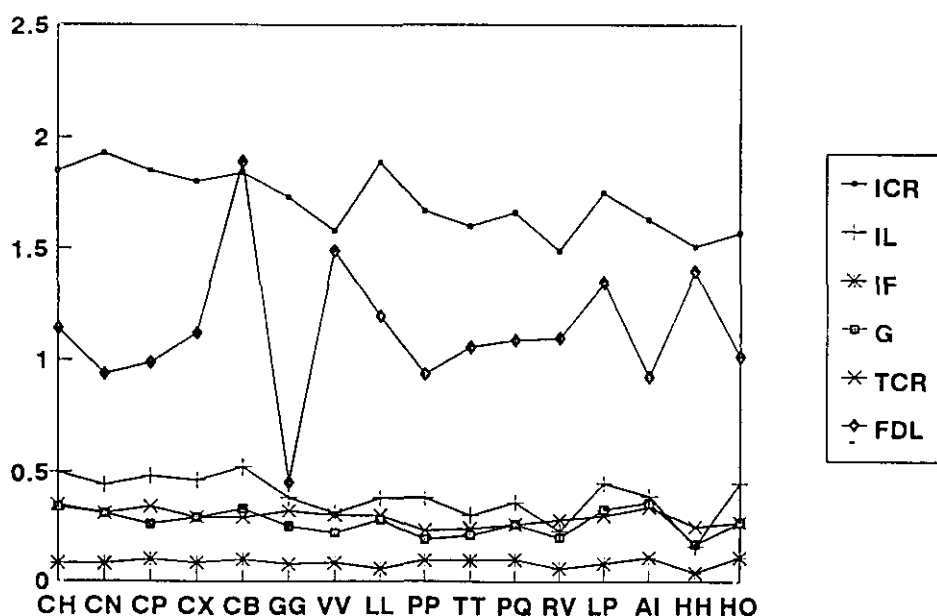


Fig. 30.- Comparación de la velocidad de contracción estimada en cada uno de los músculos seleccionados. Abreviaturas según se muestra en la figura 18.

3.- ECOLOGIA

3.1.- AREA DE ESTUDIO

La toma de datos de comportamiento y ecología de las aves se realizó en el Delta del Ebro (Tarragona). Actualmente protegido con la figura de Parque Natural, el Delta del Ebro es una de las zonas húmedas mediterráneas catalogadas como Area de Importancia Internacional para aves limícolas (Grimmet & Jones, 1989; Barbosa, 1992) soportando unos 19000 individuos de 27 especies. Está situado en el NE de la Península Ibérica (Fig. 31) y posee una extensión de 32000 Has. muy transformadas por el hombre, de las que 15000 son de arrozales, 9500 están dedicadas a huertas y cultivo de frutales, 7500 están constituidas por ambientes palustres (playas, salinas, lagunas litorales, marismas), además de unas 5100 de bahías marinas. Del total, la superficie potencialmente explotable por las aves limícolas es de 16000 Has. (Fig. 32)(Martinez-Vilalta, 1984, 1985,1988). Actualmente el Parque Natural tiene una extensión de 7736 Has que engloba la mayor parte de las zonas húmedas naturales.

El uso del espacio y el acceso a los recursos por los limícolas está determinado por el proceso de inundación y desecación de las áreas donde se alimentan (Burger, et al., 1977; Connors et al., 1981). En el Delta del Ebro existen dos zonas con distintos regímenes en la oscilación del nivel de

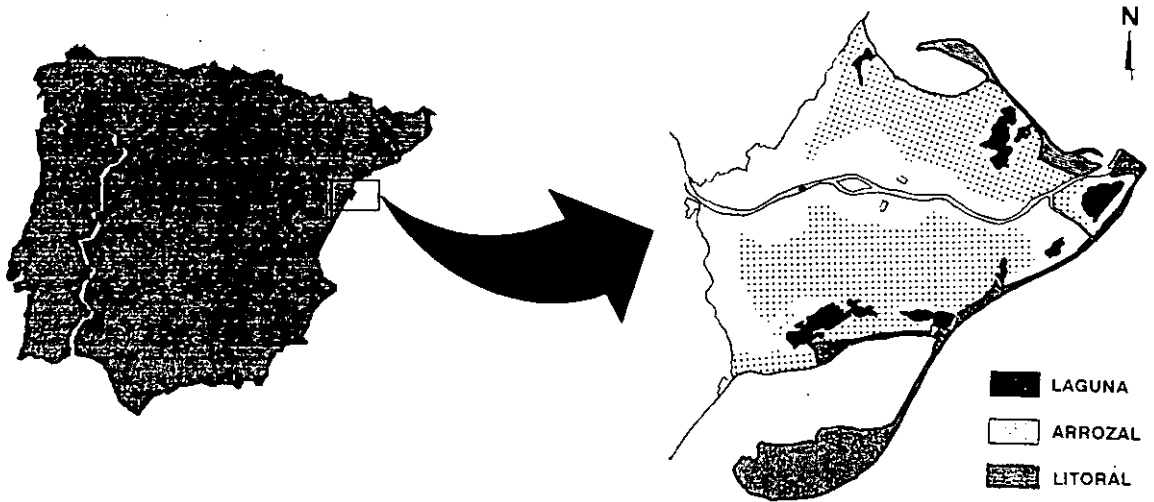


Fig. 31.- Mapa del Delta del Ebro y sus hábitats principales.

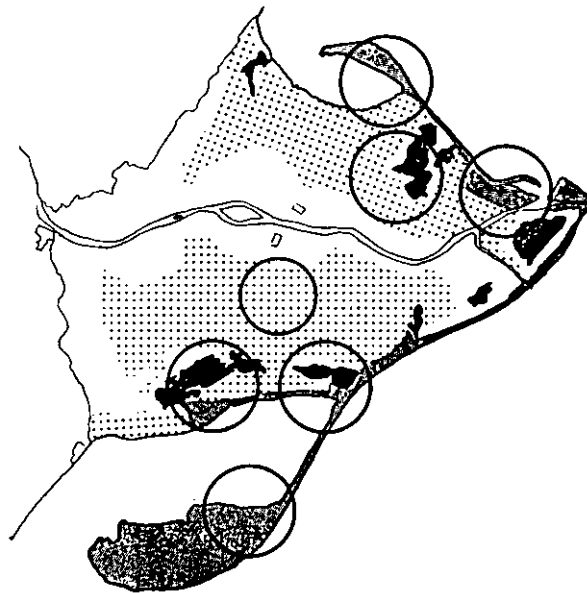


Fig. 32.- Zonas de principal importancia para las aves limícolas en el Delta del Ebro.

las aguas: los ecosistemas acuáticos no marinos y las zonas de influencia marina.

El ciclo hidrológico de los ecosistemas acuáticos no marinos depende del ciclo del arroz, ya que en esta zona no existe inundación de origen fluvial y todo el agua que llega a las lagunas y marismas es a través de la red de canales de riego de los arrozales. Desde finales de abril hasta octubre los canales permanecen abiertos, por lo que la extensión inundada es grande, constante y de cierta profundidad. Ello hace que no sea disponible para la mayor parte de las especies de limícolas. A partir del cierre del sistema de riego (de octubre a diciembre), la superficie inundada se va reduciendo progresivamente hasta llegar al mínimo a finales de marzo y principios de abril.

En los medios marinos, la superficie explotable por los limícolas viene controlada por las oscilaciones del nivel del mar. En el Mediterráneo, las oscilaciones periódicas del nivel, las mareas, tienen poca importancia. Las variaciones en el nivel del agua vienen pues determinadas principalmente por los vientos y presión atmosférica entre otros factores, éstos son de carácter irregular y no periódico, lo que confiere un alto grado de impredecibilidad al ambiente, produciendo una oscilación máxima del nivel del mar en condiciones normales de 20 cm. (Martinez-Vilalta, 1984).

3.2.- PATRONES DE BUSQUEDA DEL ALIMENTO, LOCOMOCION, SELECCION DE HABITAT Y MICROHABITAT

3.2.1.- MATERIAL Y METODOS

El estudio sobre la ecología y comportamiento de las aves limícolas durante la alimentación se ha efectuado sobre un total de 544 individuos pertenecientes a las 17 especies en las que se ha estudiado la variación morfológica (Tabla 1). Las aves fueron observadas durante el invierno y principios de primavera de 1990, 1991, 1992. Todas las observaciones se hicieron durante el día con prismáticos 8X30 o telescopio con 20X o 60X, según la distancia a la que se encontraran las aves.

La localización de los bandos o individuos solitarios se realizó siguiendo itinerarios fijados con anterioridad, que recorrían las áreas adecuadas del Delta y susceptibles de tener aves limícolas alimentándose.

Para el registro de datos de comportamiento se utilizó el método de observación focal (Altmann, 1974). Las aves-focales se eligieron al azar siguiéndose durante períodos de 2 minutos como promedio, siendo el rango 30-130 segundos. Para evitar problemas de pseudorreplicación derivados del muestreo repetido de los mismos individuos (Hulbert, 1984), solamente se muestreó el número suficiente de individuos en un bando de

forma que se asegurara que se trataba de individuos distintos. Por otro lado, aunque las aves se desplazaban en el interior del área de estudio, el número de aves existentes aseguraba de forma probabilística que las aves muestreadas en días consecutivos y a lo largo del día eran individuos diferentes.

El comportamiento de las aves mientras se alimentaban fue grabado en cintas de cassette, realizándose también filmaciones en video, siguiendo el método de observaciones secuenciales (Wagner, 1981; Morrison, 1984). Las secuencias obtenidas fueron posteriormente temporizadas por medio del programa Observer 6.0, con una precisión de 0.01 segundos. Las variables descriptoras del comportamiento consideradas en el estudio fueron: porcentaje de tiempo picoteando en superficie, porcentaje de tiempo sondeando (se considera un sondeo cuando el ave introduce más de un tercio de la longitud el pico en el substrato), porcentaje de tiempo levantando objetos, porcentaje de tiempo buceando, porcentaje de tiempo haciendo barrido (un barrido se define como un movimiento del pico de lado a lado), porcentaje de tiempo desplazándose y porcentaje de tiempo parado. En cada observación se registró asimismo, el tamaño y composición del bando, el tipo de hábitat (arrozal, zona litoral o laguna) y el nivel del agua. Este último como un descriptor del microhábitat, que se estimó tomando como referencia la altura del agua en la pata del ave (Claireaux &

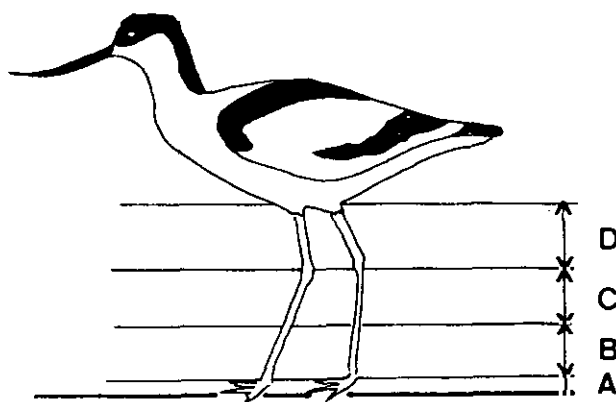


Fig. 34.- Estimación de la profundidad de alimentación.
A) Aguas someras. B) Aguas de profundidad media.
C) Aguas profundas. D) Aguas muy profundas.

Yésou, 1986; Fig. 34) siendo posteriormente calculada la profundidad real para los análisis subsiguientes. Cuando el ave se encontraba fuera del agua se utilizaron las zonas definidas por Recher (1966) para la descripción del microhábitat. Estas son: zona A, áreas de arena o fango por encima del límite del agua y que no retienen una lámina de agua; zona B, áreas de arena o fango por encima del límite del

agua que retienen una lámina de agua. El gradiente de profundidad se ha categorizado para los análisis estadísticos de la siguiente forma: seco, húmedo (ver zona B), somera (7-20 mm.), media (20-50 mm.), profunda (50-100 mm.), muy profunda (más de 100 mm.).

Para el análisis del uso del hábitat, se han utilizado todos los individuos contabilizados mientras se alimentaban, aún cuando en la mayor parte de ellos no fue registrado su comportamiento.

Se han utilizado como variables descriptoras de la locomoción la frecuencia de paso medida como pasos dados por segundo, así como la longitud del paso (Losos 1990b; Gatesy & Biewener, 1991). Los datos de esta última variable se han tomado de la bibliografía (Wortmann, 1972), y a partir de aves filmadas mediante video en el área de estudio (Himantopus himantopus, Recurvirostra avosetta, Limosa limosa y Calidris alba). Desgraciadamente no ha sido posible obtener datos de cuatro de las diecisiete especies consideradas (Charadrius alexandrinus, Tringa erithropus, Philomachus pugnax y Calidris minuta).

Estas variables determinan además la velocidad en el desplazamiento, y son susceptibles de ser modificadas por la morfología (Shukhanov, 1968; Losos 1990b). Como era predecible, existió una relación alométrica entre el tamaño

corporal y tanto la frecuencia como la longitud de paso (Fig. 35). Para eliminar este efecto se dividió cada variable por la raíz cúbica del peso corporal en gramos (ver apartado 2.1.1).

Para la obtención de los patrones que definen el comportamiento de las especies de limícolas durante la búsqueda del alimento se realizó un análisis de componentes principales sobre las variables consideradas, las cuales se transformaron mediante $\arcsin p/1$.

La selección de hábitat y microhábitat de cada especie y las diferencias según las especies en su uso se analizaron por medio de test de chi-cuadrado. En el caso del test de chi-cuadrado para la selección de microhábitat se ha supuesto una presencia igual de cada uno de ellos en los distintos medios, ya que no fue posible determinar cuál era su representación real.

A partir de análisis de correlaciones se han establecido las relaciones entre hábitats y microhábitats.

Se han utilizado análisis de la varianza para describir y analizar las diferencias en la frecuencia de paso de las distintas especies. Las diferencias en la longitud del paso se han establecido gráficamente dado que la mayor parte de los datos provenientes de la bibliografía se refieren a valores medios.

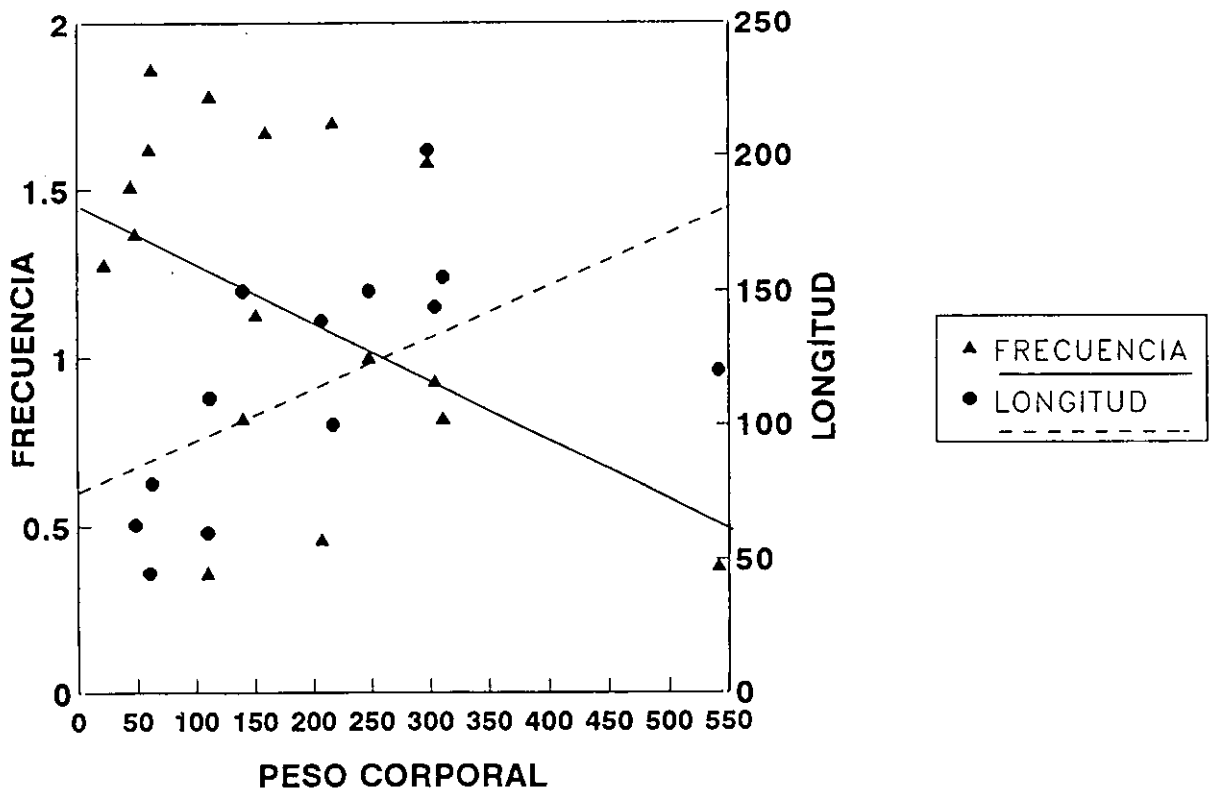


Fig. 35.- Relación de la frecuencia y la longitud de paso con el tamaño corporal.

3.2.2.- RESULTADOS DE COMPORTAMIENTO: PATRONES DE BUSQUEDA DEL ALIMENTO Y LOCOMOCION

La tabla 6 muestra los valores medios de tiempo empleado en cada actividad expresados porcentualmente.

Los resultados del análisis de componentes principales se muestran en la tabla 7. Los cinco primeros factores explican en total el 88% de la varianza. De ellos, los dos primeros están relacionados con pautas de conducta generales exhibidas por todas las especies.

El primer factor se relaciona positivamente con el porcentaje de tiempo picoteando en superficie y negativamente con el porcentaje de tiempo sondeando, definiendo un gradiente comportamental relacionado con la técnica de búsqueda de las presas y que va desde especies con una estrategia de búsqueda del alimento táctil a especies con una técnica de caza visual. El segundo factor está relacionado negativamente con el porcentaje de tiempo parado y positivamente con el porcentaje de tiempo desplazándose. Este factor define asimismo, un gradiente comportamental relacionado con el modo de desplazamiento durante la búsqueda de las presas y que va desde especies con una estrategia de búsqueda "pause-travel" (al acecho) hasta especies con un tipo de búsqueda continua (Fig. 36). La combinación de los dos factores determina tres

ESPECIE (Tamaño muestra)	% PICOTEO		% SONDEO		% DESPLAMIENTO		% PAUSA		% BARRIDO		% LEVANTAMIENTO		% BUCEO		% OTROS	
	x	se	x	se	x	se	x	se	x	se	x	se	x	se	x	se
<i>V. vanellus</i> (36)	18.23	2.11	0.00	0.00	26.29	1.97	53.07	3.24	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.59	0.71
<i>Ch. alexandrinus</i> (31)	15.04	1.82	0.00	0.00	29.21	2.96	46.73	3.34	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	8.97	2.88
<i>Ch. hiaticula</i> (7)	7.52	1.43	0.00	0.00	20.53	4.03	66.68	3.65	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	5.25	2.24
<i>P. squatarola</i> (35)	10.72	1.45	0.00	0.00	34.37	2.89	52.39	3.22	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	2.19	0.76
<i>H. castroalegus</i> (8)	12.13	4.90	20.30	6.40	37.60	3.39	12.75	5.81	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	17.15	5.43
<i>H. himantopus</i> (25)	5.96	1.63	5.90	1.90	65.60	4.92	2.06	1.25	3.62	2.09	0.00	0.00	4.28	3.07	7.45	1.54
<i>R. avosetta</i> (51)	2.04	0.99	31.24	3.68	49.05	2.63	0.09	0.04	1.67	0.90	0.00	0.00	4.52	1.49	10.64	2.12
<i>G. gallinago</i> (7)	18.04	12.27	36.89	15.65	20.42	7.20	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	16.19	9.48
<i>L. limosa</i> (63)	2.17	1.18	67.37	2.75	25.40	2.09	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	4.83	1.13
<i>L. lapponica</i> (10)	2.58	1.88	48.05	7.88	38.18	6.98	1.76	1.76	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	9.14	2.23
<i>T. totanus</i> (29)	10.31	2.20	31.55	5.75	50.50	4.96	0.32	0.28	0.00	0.00	1.44	1.01	0.00	0.00	5.78	1.24
<i>T. erythropus</i> (10)	9.55	5.91	43.44	11.20	33.07	10.52	1.15	0.81	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	8.32	2.90
<i>A. interpres</i> (11)	23.09	4.03	7.15	3.74	57.14	5.84	0.26	0.21	0.00	0.00	0.74	0.38	0.00	0.00	10.78	3.71
<i>P. pugnax</i> (28)	14.40	3.12	35.27	4.29	44.05	2.86	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	6.07	2.62
<i>C. alba</i> (28)	18.04	4.12	37.38	5.84	41.12	2.84	2.00	0.97	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.50	0.62
<i>C. minuta</i> (45)	38.99	3.74	10.89	3.02	45.52	3.24	0.98	0.52	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.42	0.35
<i>C. alpina</i> (116)	15.58	2.06	43.83	2.85	34.44	1.82	0.73	0.33	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	5.53	1.19

Tabla 6.- Valores de utilización, expresados en porcentajes, de las distintas actividades durante la búsqueda del alimento.

VARIABLE	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5
PICOTEO	0.78**	0.07	-0.32	-0.08	-0.04
SONDEO	-0.94**	0.07	-0.19	-0.10	-0.02
DESPLAZAMIENTO	0.39	0.75**	0.23	0.03	0.06
PAUSA	0.48	-0.79**	0.11	-0.01	0.01
LEVANTAMIENTO	0.00	0.03	-0.01	0.00	0.99**
BARRIDO	0.01	0.03	-0.02	0.99**	0.00
BUCEO	-0.02	0.07	-0.93**	-0.02	-0.02
AUTOVALOR	1.91	1.29	1.03	1.01	0.97
% VARIANZA	27.4	18.5	14.8	14.5	13.6

Tabla 7.- Resultados del Análisis de Componentes Principales ejecutado con las actividades realizadas durante la búsqueda del alimento (** $p < 0.01$)

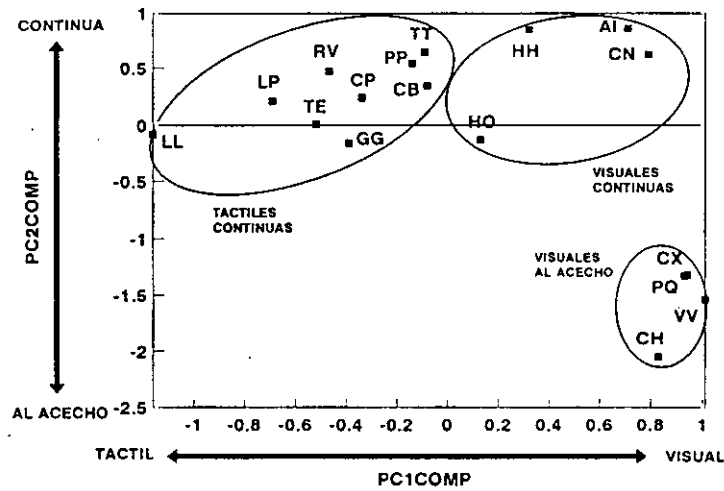


Fig. 36.- Situación de las especies en el plano definido por los dos primeros factores de comportamiento. Abreviaturas según figura 3.

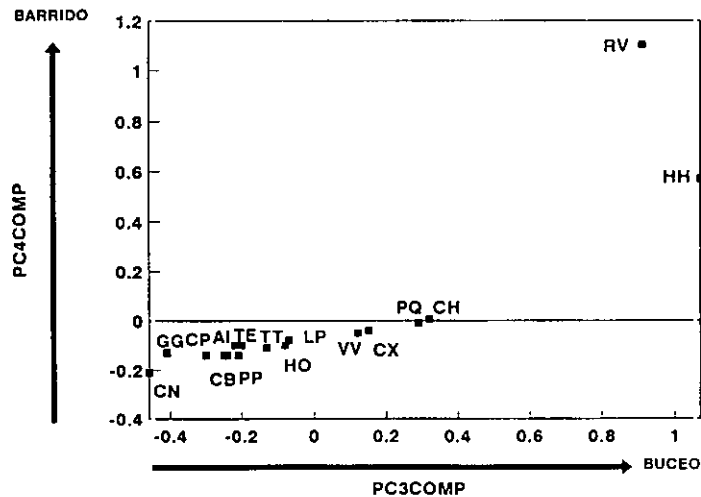


Fig. 37.- Situación de las especies en el plano definido por los factores 3º y 4º de comportamiento. Abreviaturas según figura 3.

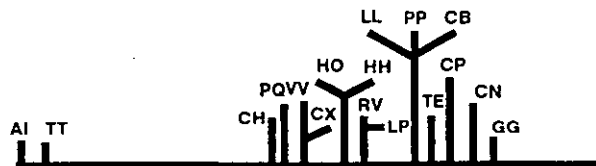


Fig. 38.- Situación de las especies en el gradiente definido por el 5º factor de comportamiento. Abreviaturas según figura 3.

grupos de estrategias: 1) especies con una estrategia táctil y continua (Recurvirostra avosetta, Gallinago gallinago, Limosa limosa, Limosa lapponica, Tringa erythropus, Tringa totanus, Philomachus pugnax, Calidris alba y Calidris alpina; 2) especies con una estrategia de búsqueda visual y continua (Himantopus himantopus, Haematopus ostralegus, Arenaria interpres, Calidris minuta); y 3) especies con una estrategia visual y al acecho (Vanellus vanellus, Charadrius hiaticula, Charadrius alexandrinus y Pluvialis squatarola).

Los restantes factores obtenidos se relacionan con una pauta muy especializada de explotación de los recursos generalmente restringida a una especie. El tercer factor se relaciona positivamente con el porcentaje de tiempo buceando. El cuarto factor define el comportamiento de barrido. Estas dos pautas separan claramente a Himantopus himantopus y Recurvirostra avosetta del resto de las especies (Fig. 37). El quinto factor (Fig. 38) está relacionado con el levantamiento de objetos, principalmente algas, piedras, conchas etc. Este comportamiento, aunque es mayoritariamente exhibido por Arenaria interpres, se ha registrado también en Tringa totanus en una situación particular en la que el Archibebe Común exhibía un comportamiento de copiado de la estrategia comúnmente utilizada por el Vuelvepiedras (Barbosa, en prensa).

En la tabla 8 se muestran los valores de las variables descriptoras de la locomoción (frecuencia, longitud de paso y velocidad) en cada una de las especies. El análisis de la varianza para la frecuencia de paso determinó diferencias significativas entre las especies ($F_{16,371}=3.79$ $p<0.01$; Fig. 39). Se observa un claro gradiente inverso al tamaño de las especies. Una vez eliminado el efecto del tamaño sobre la frecuencia de paso, el análisis de la varianza muestra asimismo, diferencias significativas ($F_{16,371}=12.05$ $p<0.01$), existiendo un gradiente desde Charadrius hiaticula con la frecuencia de paso más alta hasta Haematopus ostralegus, Himantopus himantopus y Arenaria interpres con las frecuencias de paso más bajas de todas las especies estudiadas (Fig. 40).

La longitud del paso está directamente relacionada con el tamaño de las aves (Figura 35). Una vez eliminado el efecto del tamaño (Fig. 41) existe un gradiente que lleva desde Limosa limosa y Tringa totanus con la longitud de paso mayor hasta Arenaria interpres y Calidris alba con el paso más corto.

La velocidad se obtuvo mediante el producto de la frecuencia de paso por su longitud. En la figura 42 se observa la ordenación de las especies en cuanto a la velocidad media de locomoción corregido por el tamaño y sin corregir. La figura 43 muestra la combinación de la velocidad, frecuencia

ESPECIE	FRECUENCIA DE PASO (paso s ⁻¹)			LONGTIUD DE PASO (mm)			VELOCIDAD (ms ⁻¹)
	n	x	se	n	x	se	
<i>V. vanellus</i>	39	1.70	0.15	-	105	-	0.02
<i>Ch. alexandrinus</i>	31	1.51	0.15	-	-	-	0.07
<i>Ch. hiaticula</i>	7	1.86	0.40	-	82	-	0.14
<i>P. squatarola</i>	35	1.00	0.10	-	150	-	0.15
<i>H. ostralegus</i>	8	0.38	0.10	-	120	-	0.04
<i>H. himantopus</i>	25	0.46	0.12	17	139	5.8	0.06
<i>R. avosetta</i>	51	0.93	0.06	13	143	2.4	0.13
<i>G. gallinago</i>	8	1.78	0.56	-	110	-	0.19
<i>L. limosa</i>	63	1.58	0.17	26	202	8.7	0.31
<i>L. lapponica</i>	10	0.82	0.15	-	155	-	0.12
<i>T. totanus</i>	29	0.82	0.10	-	150	-	0.12
<i>T. erythropus</i>	9	1.67	0.40	-	-	-	-
<i>A. interpres</i>	11	0.36	0.05	-	57	-	0.02
<i>P. pugnax</i>	28	1.13	0.09	-	-	-	-
<i>C. alba</i>	28	1.62	0.20	7	44	7.6	0.07
<i>C. minuta</i>	45	1.28	0.12	-	-	-	-
<i>C. alpina</i>	116	1.37	0.08	-	63	-	0.08

Tabla 8.- Valores de las variables descriptoras de la locomoción en limícolas.

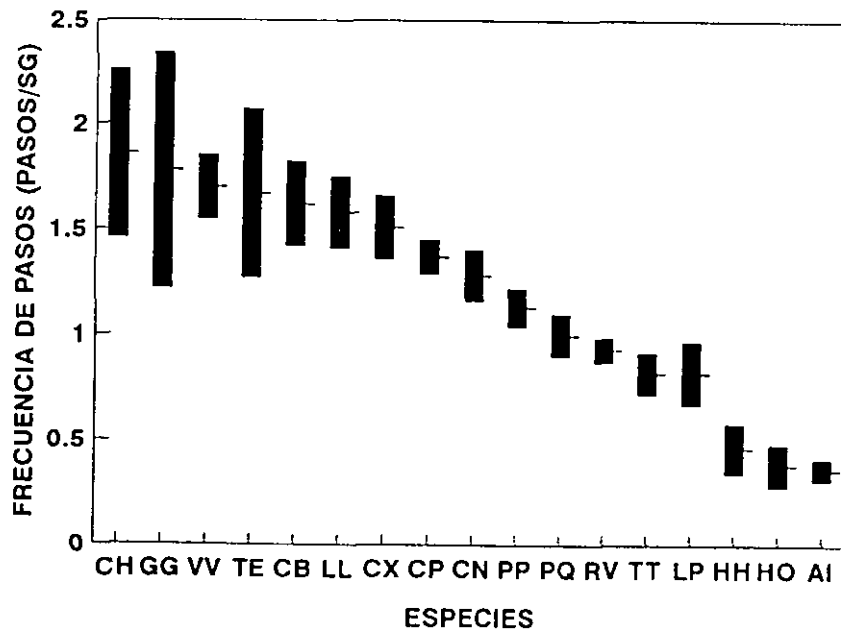


Fig. 39.- Valores medios y error estándar de la frecuencia de paso sin eliminar el efecto del tamaño. Abreviaturas según figura 3.

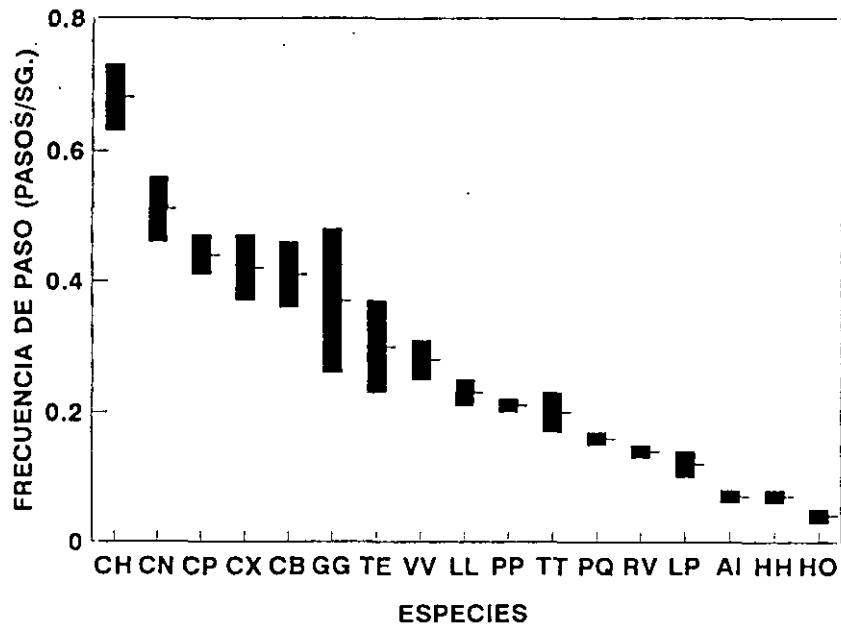


Fig. 40.- Valores medios y error estándar de la frecuencia de paso una vez eliminado el efecto del tamaño. Abreviaturas según figura 3.

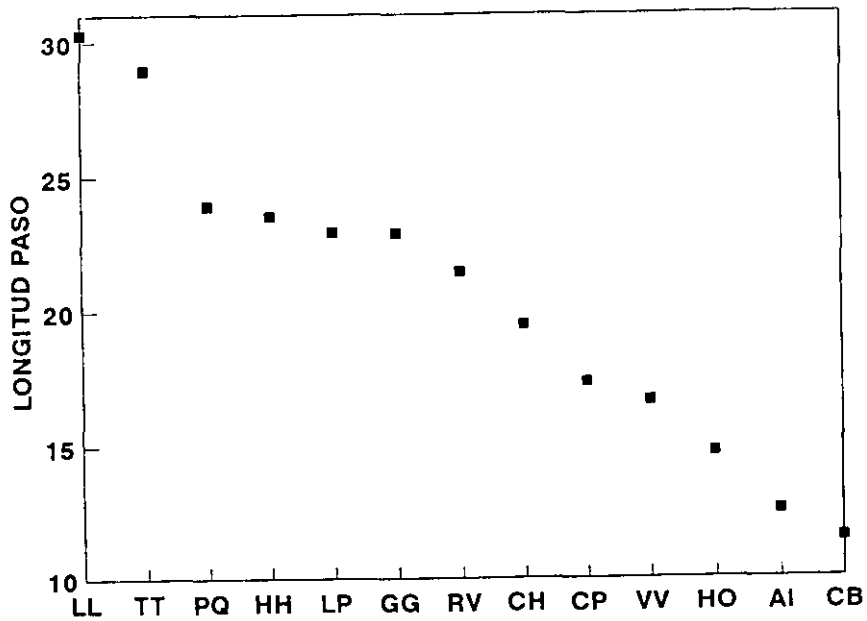


Fig. 41.- Valores medios de la longitud de paso una vez eliminado el efecto del tamaño. Abreviaturas según figura 3.

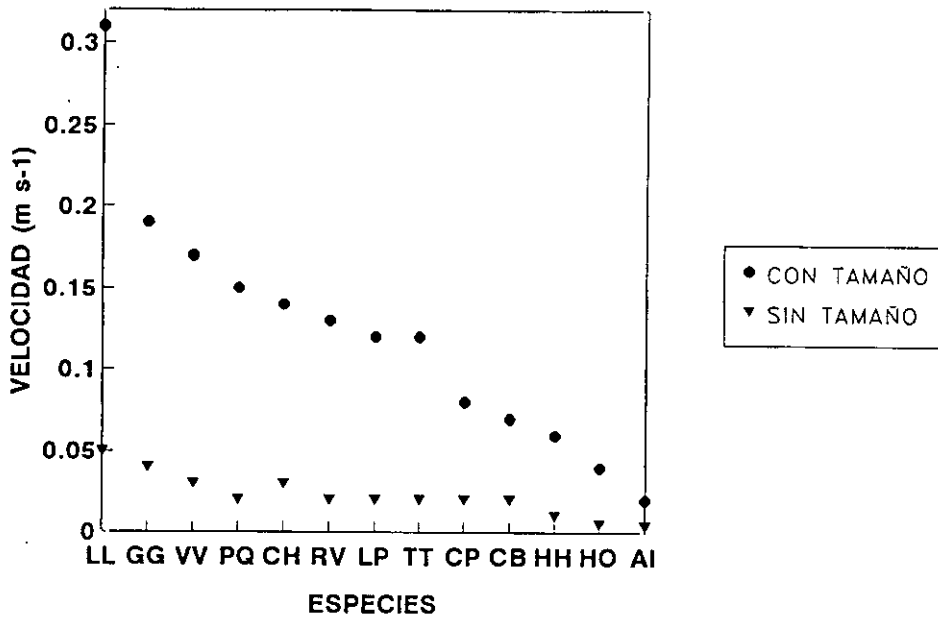


Fig. 42.- Valores medios de la velocidad de locomoción considerando el efecto del tamaño y sin considerar. Abreviaturas según figura 3.

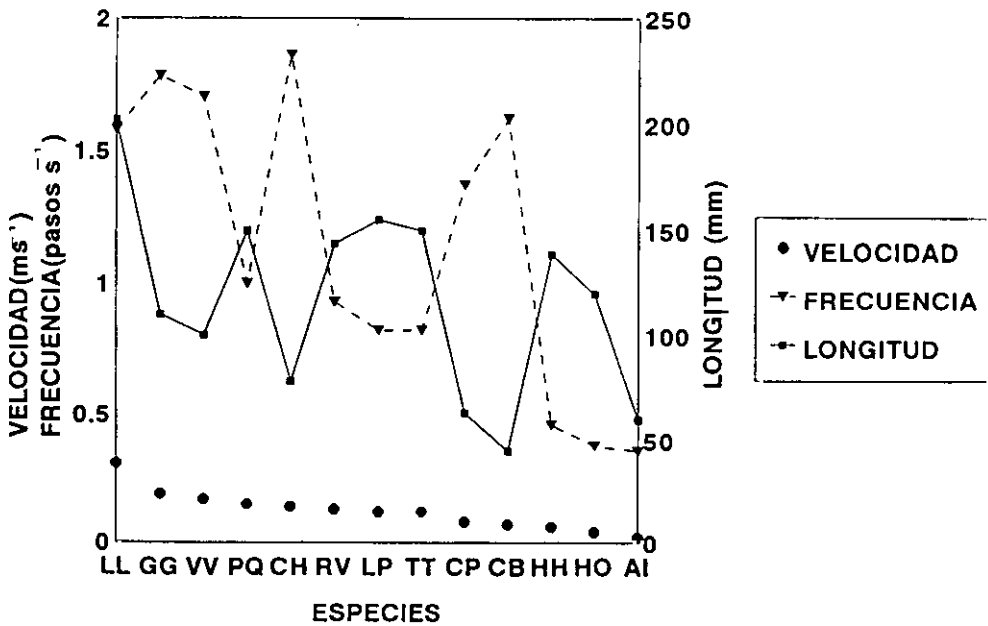


Fig. 43.- Valores de la velocidad, frecuencia y longitud de paso. Abreviaturas según figura 3.

y longitud de paso sin eliminar el efecto del tamaño. Se puede observar como distintas especies alcanzan velocidades semejantes modificando la frecuencia o la longitud del paso, existiendo además, un gradiente que va desde Limosa limosa hasta Arenaria interpres.

Una vez eliminado el efecto del tamaño, se puede ver cómo la velocidad media relativa es muy similar entre las especies y aunque el gradiente observado permanece, las diferencias entre las especies han quedado muy atenuadas (Fig. 42).

3.2.3.- RESULTADOS ECOLOGIA: SELECCION DE HABITAT Y MICROHABITAT

En el Delta del Ebro existen tres hábitats fundamentales utilizados por las aves limícolas para su alimentación: cultivos de arrozal, zonas litorales y lagunas. En la figura 44 se muestra cuál es el porcentaje de cada uno de dichos hábitats con respecto al total del área muestreada.

Si no existiesen diferencias en el uso de los hábitats durante la alimentación, todos deberían ser utilizados en proporción a lo que supone su superficie en el área de estudio. La tabla 9 muestra el porcentaje de uso de cada hábitat en cada una de las especies y los valores de chi-cuadrado que muestran si existe o no selección hacia el

ESPECIE	n	HABITAT						n	MICROHABITAT							x ²	g.l.	p
		ARROZAL	LITORAL	LAGUNA	x ²	g.l.	p		SECO	HUMEDO	SOMERA	MEDIA	PROFUND.	MUY PROF.				
<i>V. vanellus</i>	80	100	0	0	29.24	2	<0.01	38	27.77	55.55	16.66	0	0	0	148.1	5	<0.01	
<i>Ch. alexandrinus</i>	37	9.9	89.1	0	489.05	2	<0.01	31	53.57	32.14	14.29	0	0	0	146.1	5	<0.01	
<i>Ch. hiaticula</i>	12	0	100	0	637.42	2	<0.01	7	33.33	16.66	50	0	0	0	133.3	5	<0.01	
<i>P. squatarola</i>	59	22.03	77.96	0	354.78	2	<0.01	35	62.50	3.12	16.62	18.75	0	0	170.7	5	<0.01	
<i>H. catralegua</i>	8	0	100	0	637.42	2	<0.01	8	37.5	0	0	12.50	50	0	148.0	5	<0.01	
<i>H. himantopus</i>	45	22.22	0	77.77	574.66	2	<0.01	25	0	12	0	28	20	40	75.7	5	<0.01	
<i>R. avosetta</i>	563	2.4	0.54	96.98	939.00	2	<0.01	51	0	0	0	18	26	56	148.2	5	<0.01	
<i>G. gallinago</i>	19	100	0	0	29.24	2	<0.01	8	0	0	0	33.33	66.66	0	233.0	5	<0.01	
<i>L. limosa</i>	830	99.1	0.9	0	27.00	2	<0.01	63	0	28.57	0	42.85	23.80	4.76	94.5	5	<0.01	
<i>L. lapponica</i>	14	0	100	0	637.42	2	<0.01	10	10	30	0	20	0	40	80.0	5	<0.01	
<i>T. totanus</i>	97	52.57	47.42	0	101.53	2	<0.01	29	7.14	0	7.14	71.42	14.28	0	209.5	5	<0.01	
<i>T. erythropus</i>	9	0	100	0	637.42	2	<0.01	10	0	0	0	22	55.55	22.22	144.3	5	<0.01	
<i>A. interpres</i>	17	0	100	0	637.42	2	<0.01	11	90.90	0	9.09	0	0	0	400.0	5	<0.01	
<i>P. eugnax</i>	581	82.14	14.28	3	4.37	2	n.s.	28	7.14	3.57	32.14	53.56	3.57	0	138.2	5	<0.01	
<i>C. alba</i>	111	0	100	0	637.42	2	<0.01	28	34.61	0	42.30	3.84	19.23	0	102.3	5	<0.01	
<i>C. minuta</i>	324	7.72	92.98	0	528.70	2	<0.01	45	15.55	60	24.45	0	0	0	166.4	5	<0.01	
<i>C. alpina</i>	4904	24.13	75.87	0	341.77	2	<0.01	116	18.10	4.31	24.99	22.40	30.17	0	43.0	5	<0.01	

Tabla 9.- Porcentaje de uso del hábitat y microhábitat y valores de x².

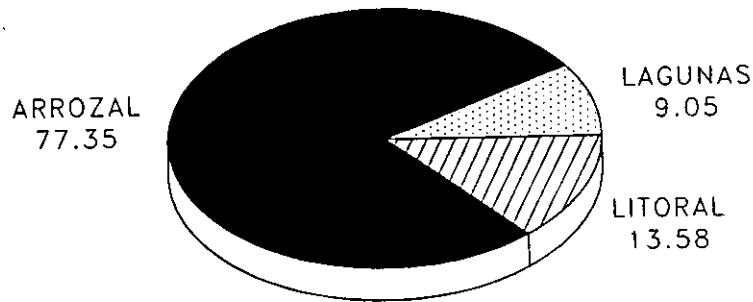


Fig. 44.- Representación de los hábitats presentes en el Delta del Ebro expresados como porcentaje del total del área muestreada.

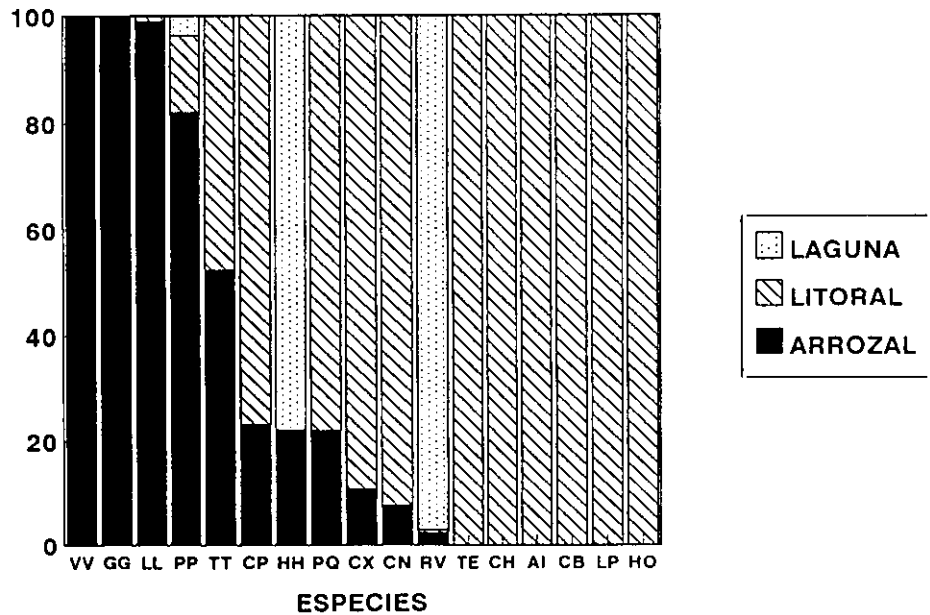


Fig. 45.- Uso, expresado en porcentaje de tiempo alimentándose, de los distintos hábitats presentes en el Delta del Ebro por las especies de limícolas. Abreviaturas según figura 3.

hábitat más utilizado.

Todas las especies estudiadas a excepción de Philomachus pugnax muestran una clara selección por alguno de los hábitats que componen el Delta del Ebro. Fundamentalmente pueden distinguirse tres grupos de especies según sus preferencias de hábitat (Fig. 45): un primer grupo con claras preferencias por el medio litoral y que está compuesto por Calidris alpina, Calidris minuta, Calidris alba, Arenaria interpres, Tringa totanus, Tringa erythropus, Limosa lapponica, Haematopus ostralegus, Pluvialis squatarola, Charadrius hiaticula y Charadrius alexandrinus. Este grupo constituye el 64% de las especies estudiadas. Un segundo grupo compuesto por Limosa limosa, Gallinago gallinago y Vanellus vanellus (el 17% de las especies) utiliza de forma exclusiva los cultivos de arroz para su alimentación. El tercer grupo formado por Himantopus himantopus y Recurvirostra avosetta, representa el 11% de las especies, y utiliza preferentemente las lagunas existentes en el Delta del Ebro para alimentarse. Como ya se ha mencionado, Philomachus pugnax, no muestra preferencias por ninguno de los tres hábitats, utilizándolos en la misma frecuencia en que están representados en el área de estudio.

En cuanto a la preferencia de uso por el microhábitat la tabla 9 y la figura 46 muestran los porcentajes de uso de diferentes profundidades para la alimentación en cada una de

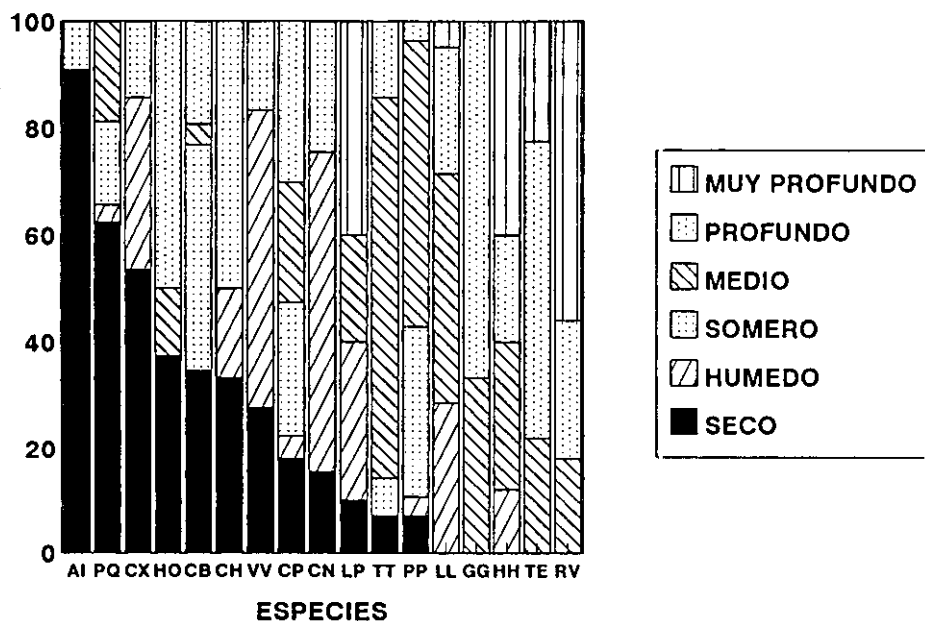


Fig. 46.- Uso, expresado en porcentaje de tiempo alimentándose, en las diferentes profundidades de agua consideradas. Abreviaturas según figura 3.

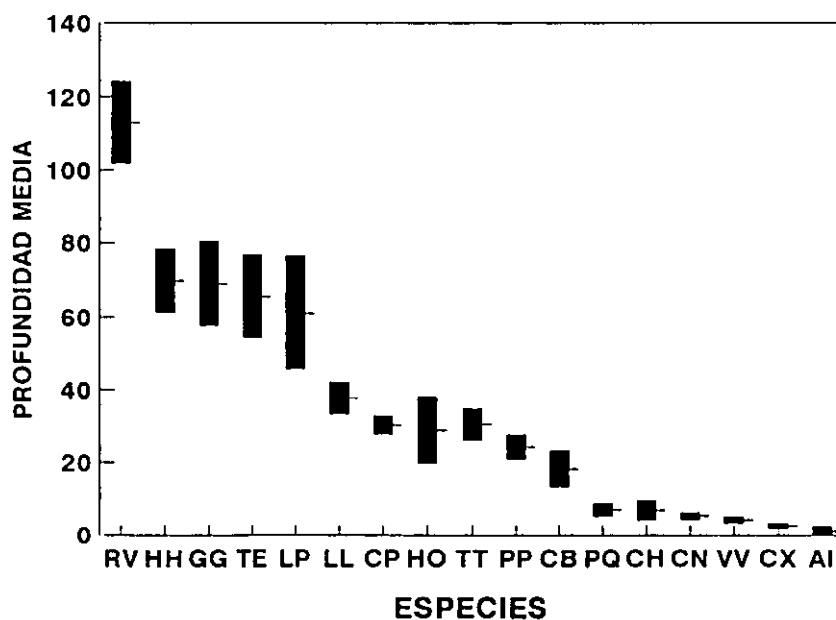


Fig. 47.- Valor medio y error estándar de la profundidad a la cual se alimentan las especies estudiadas. Abreviaturas según figura 3.

las especies y los valores de chi-cuadrado que determinan si existe una selección hacia alguno de los microhábitats. Todas las especies estudiadas muestran claras preferencias en el uso del microhábitat tomado como la profundidad a la cual se alimentan las aves. Pueden distinguirse cuatro grupos diferenciados por la profundidad media de alimentación (Fig. 47): el primer grupo está formado por Recurvirostra avosetta, siendo la especie que se alimenta a una mayor profundidad. El segundo grupo en el gradiente de profundidad está compuesto por Gallinago gallinago, Himantopus himantopus, Limosa lapponica y Tringa erythropus, especies que se alimentan en aguas profundas (entre 50 y 100 mm.). Un tercer grupo compuesto por Calidris alba, Calidris alpina, Haematopus ostralegus, Limosa limosa, Philomachus pugnax y Tringa totanus y que utilizan principalmente aguas someras o de profundidad media (7-50 mm.). El cuarto grupo utiliza fundamentalmente sustratos secos o húmedos (cubiertos por una débil lámina de agua).

4.- ECOMORFOLOGIA

4.1.- MATERIAL Y METODOS

Uno de los objetivos de la presente tesis es la inferencia del significado adaptativo de determinados rasgos morfológicos en distintas especies de limícolas a partir de su covariación con componentes del ambiente. Los estudios comparados representan, además, la base empírica para inferir o verificar patrones evolutivos generales (Pagel & Harvey, 1988). Normalmente las especies son comparadas, morfológica y ecológicamente, definiéndose así patrones que surgen de la existencia de relaciones estadísticamente significativas entre los caracteres estudiados. Estos análisis estadísticos se usan para verificar las hipótesis adaptativas inicialmente planteadas (Clutton-Brock & Harvey, 1977; Gittleman & Harvey, 1982). Sin embargo, los organismos descienden en forma jerárquica de ancestros comunes, teniendo las especies, por tanto, distinto grado de dependencia según su cercanía o lejanía en el árbol filogenético. Es por ello que los datos obtenidos en los análisis morfológicos y ecológicos de diferentes especies no son independientes y las técnicas estadísticas usuales no son apropiadas para los análisis comparativos (Felsenstein, 1985; 1988).

Para solventar este problema se han desarrollado diversos métodos (ver revisión en Harvey & Pagel, 1991). De todos ellos

hemos elegido, para el análisis de los caracteres cuantitativos, el método de los contrastes filogenéticamente independientes (Felsenstein, 1988; Burt, 1989), dada su facilidad de entendimiento y su amplia aplicabilidad a caracteres heredados de los ancestros cualquiera que sea el mecanismo de herencia, incluyendo rasgos fenotípicos relacionados con el ambiente (Garland et al., 1992). Además este método tiene la ventaja añadida de que explícitamente verifica la hipótesis ecomorfológica, es decir, que dos caracteres han evolucionado sincrónicamente.

El método de los contrastes filogenéticamente independientes se basa en la comparación de pares de especies o de nodos que comparten un ancestro común. Está basado en el modelo browniano de cambio evolutivo y requiere el conocimiento de la filogenia de las especies consideradas, así como la longitud de las ramas del árbol filogenético en unidades de varianza esperada de cambio evolutivo (ver capítulo 2). Esto permite el cálculo de un conjunto de comparaciones entre los datos de los pares de especies, cada uno de los cuales tiene la misma media y varianza esperada bajo la hipótesis nula.

Para la obtención de los contrastes se calculan las diferencias entre los valores de los pares de especies o nodos hermanos, según indica la topología filogenética,

retrocediendo hacia los nodos más antiguos. Se obtienen así $N-1$ contrastes, siendo N el número de especies estudiadas. Cada uno de los contrastes es, por tanto, independiente de los otros en términos de los cambios evolutivos que han sucedido para producir las diferencias entre los dos miembros del contraste. Esta independencia estadística permite ya el empleo de análisis estadísticos habituales. No obstante, los contrastes deben ser estandarizados (sustracción de la media y división por la desviación estándar) antes de ser sometidos al tratamiento estadístico. Los contrastes implicados en largos periodos de tiempo (ramas más largas en el árbol filogenético), probablemente sean mayores en valores absolutos y podrían tener un peso mayor en análisis estadísticos tales como correlaciones y regresiones. Para comprobar si la estandarización de las ramas ha sido adecuada, se relaciona gráficamente el valor absoluto de cada contraste estandarizado y su desviación estándar (Garland et al., 1992; Garland 1992). Cualquier tendencia lineal o no lineal en la gráfica indicaría que la estandarización no ha sido adecuada y por tanto, o los datos o la longitud de las ramas deben ser transformados (Sokal & Rohlf, 1981). Para ninguno de los rasgos analizados las gráficas indicaron alguna tendencia significativa ($p > 0.05$).

Los contrastes y sus desviaciones estándar fueron

calculados utilizando el programa CMSINGLE (Martins & Garland, 1991) a partir de los resultados obtenidos en la identificación de los patrones morfológicos esquelético y muscular (velocidad de contracción muscular), ecológicos (profundidad de alimentación preferida) y comportamentales (estrategias de búsqueda del alimento, variables descriptoras de la locomoción), ya fueran estos componentes principales resultantes de un ACP o variables simples.

Para la comprobación de las predicciones planteadas, se han efectuado análisis de correlaciones entre los contrastes de las variables morfológicas, ecológicas y comportamentales. Asimismo, en algunas ocasiones se realizaron análisis de regresión múltiple por pasos para determinar qué variables explicaban en mayor medida la variación de la variable dependiente. Al calcular los contrastes, la dirección de la sustracción es arbitraria debido a que los árboles filogenéticos son isomórficos (topológicamente idénticos). La ambigüedad asociada a la determinación del signo de los contrastes impone restricciones a los métodos utilizados para hallar las regresiones, de forma que las regresiones deben realizarse a través del origen (Garland et al., 1992).

Para el análisis ecomorfológico que relaciona la selección de hábitat, tomado como preferencia de hábitats salinos y no salinos, y el diseño morfológico de las especies,

se ha utilizado también el análisis de contrastes independientes, pero aplicado a la relación de variables discretas y variables continuas (Felsenstein, 1988). Burt (1989) propone la división de los datos en una serie de contrastes. En este caso un contraste se define como un grupo de dos o más especies, que puede representarse como una trayectoria que une a las especies a lo largo de la filogenia. Para que los contrastes sean efectivamente independientes las trayectorias no deben encontrarse en ningún punto (Fig. 48). Desgraciadamente, este método sólo permitió obtener cuatro contrastes independientes, lo que impidió la aplicación de pruebas estadísticas (test de signos; Siegel, 1956).

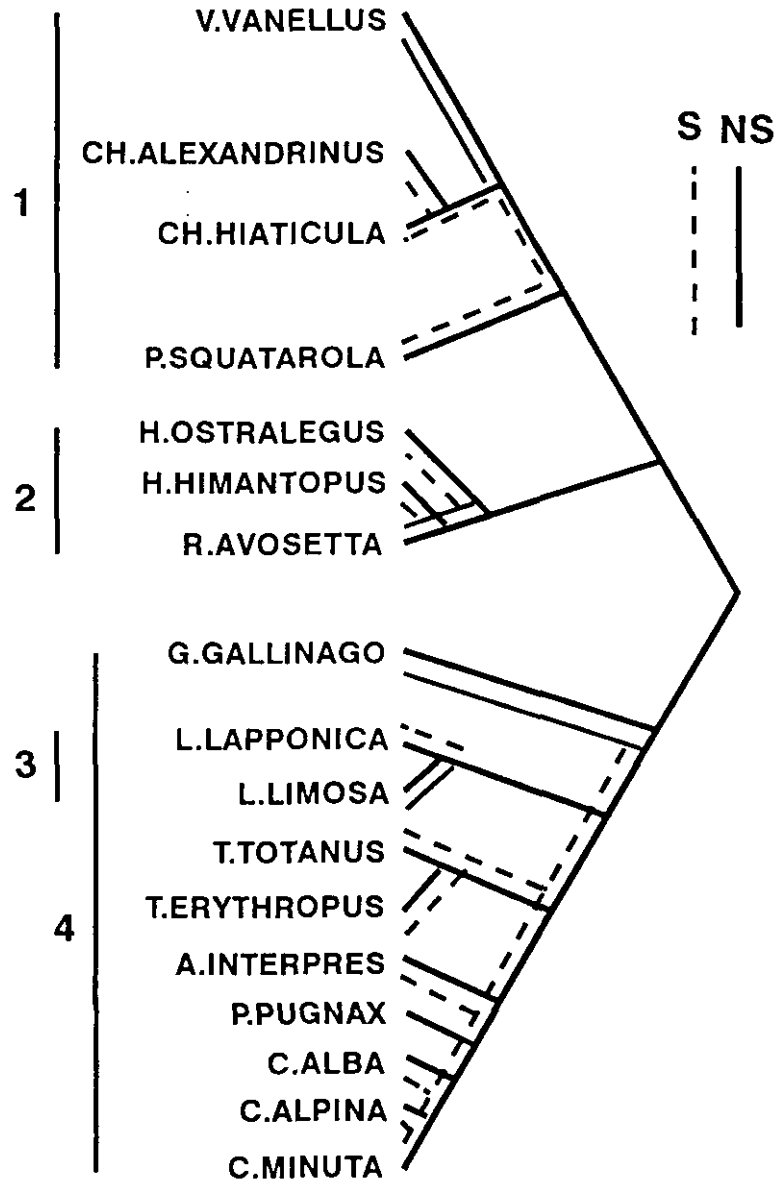


Fig. 48.- Filogenia de las aves limícolas y contrastes obtenidos entre las especies/grupos de especies de hábitats salinos (S) y no salinos (NS).

4.2.- RESULTADOS

Los análisis ecomorfológicos que relacionan el tamaño de las estructuras esqueléticas con las variables comportamentales se muestran en la tabla 10. Solamente fueron significativas ($p < 0.05$) las correlaciones evolutivas que relacionaban el tamaño de los tres sistemas esqueléticos estudiados (pico, extremidades posteriores y dedos) con respecto al primer componente principal de comportamiento (gradiente entre búsqueda visual y táctil) (Figs. 49A,B,C). Para determinar la importancia de cada uno de los tres sistemas, se realizó un análisis de regresión múltiple por pasos siendo únicamente seleccionado el pico como sistema que explica la mayor parte de la variación en el gradiente, de tal manera que especies con picos más largos utilizan mayoritariamente el método táctil para obtener el alimento ($r^2 = 0.30$ $p < 0.01$).

La tabla 11 muestra los resultados de las correlaciones evolutivas entre los componentes principales de la morfología del esqueleto una vez corregido el efecto del tamaño y los componentes que definen el comportamiento de búsqueda del alimento.

Al igual que en el análisis en el que no se corrigió por el efecto del tamaño, la longitud del pico resultó

	PICO	PATA	DEDO
PC1 (VISUAL-TACTIL)	-0.68**	-0.56*	-0.48*
PC2 (CONTINUA-AL ACECHO)	n.s.	n.s.	n.s.
PC3 (BUCEO)	n.s.	n.s.	n.s.
PC4 (BARRIDO)	n.s.	n.s.	n.s.
PC5 (LEVANTAMIENTO)	0.52*	n.s.	n.s.
PROFUNDIDAD MEDIA	0.55*	0.55*	0.51*

Tabla 10.- Correlaciones entre los contrastes filogenéticamente independientes del tamaño absoluto de los sistemas morfológicos considerados (componentes principales) y de las conducta de búsqueda del alimento (* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$)

	PC1PICO WB,DB	PC2PICO BL	PC1PATA GLT,CLTI	PC2PATA GLF,TPL	PC3PATA ATW	PC1DEDO DII,DIII,DIV	PC2DEDO DI
PC1 (VISUAL-TACTIL)	n.s.	-0.67**	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
PC2 (CONTINUA-AL ACECHO)	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
PC3 (BUCEO)	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
PC4 (BARRIDO)	n.s.	0.48*	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
PC5 (LEVANTAMIENTO)	n.s.	0.52*	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.

Tabla 11.- Correlaciones entre los contrastes filogenéticamente independientes de los componentes principales morfológicos y conductuales (* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$).

	ICR	ITL	IF	G	TCR	FDL	PC1PATA	PC2PATA
LONGITUD DE PASO	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	0.61**	n.s.
FRECUENCIA DE PASO	0.78**	0.44	n.s.	0.48*	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.

Tabla 12.- Correlaciones de los contrastes filogenéticamente independientes de la velocidad de contracción muscular y de los componentes principales de la pata con los de las variables descriptoras de la locomoción (* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$).

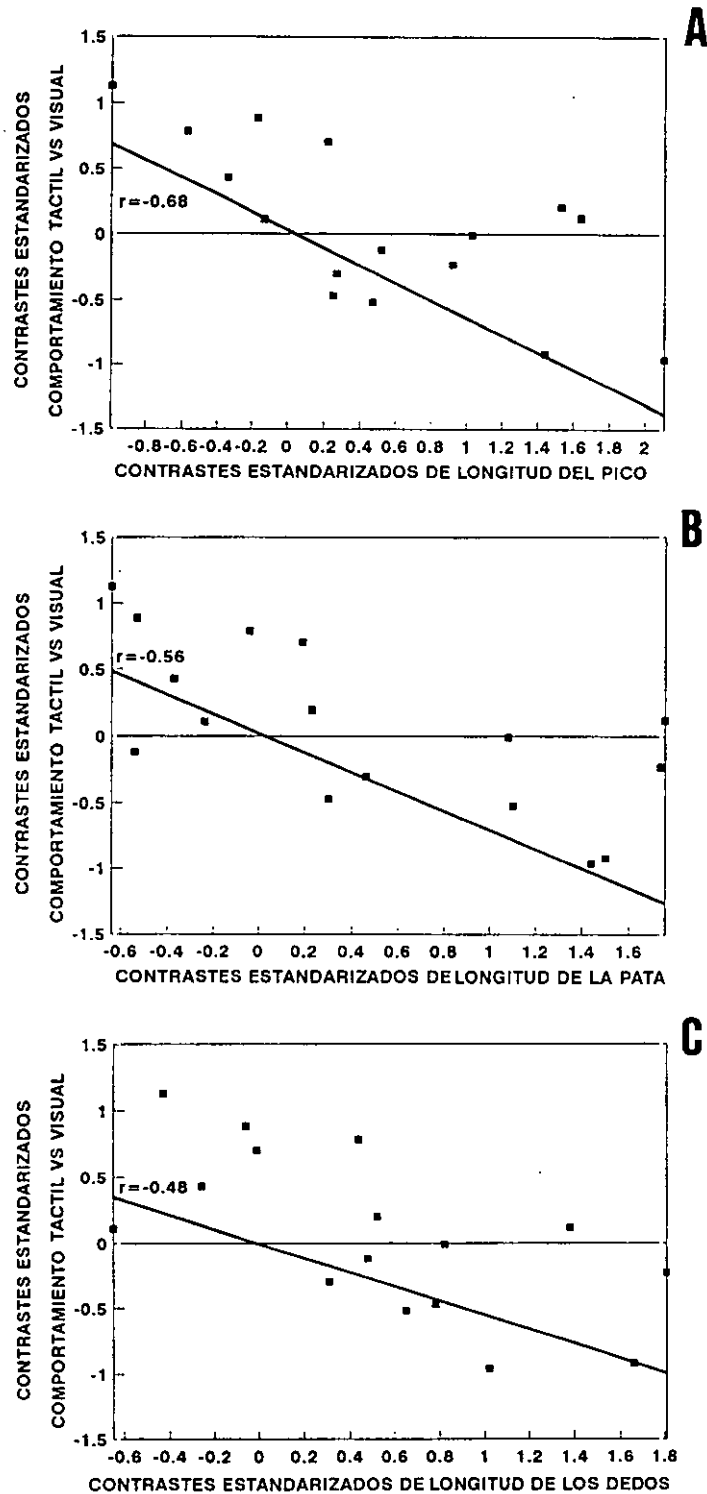


Fig. 49.- Correlación entre los contrastes filogenéticamente independientes del tamaño absoluto de los sistemas morfológicos estudiados y del componente principal que define el comportamiento táctil y visual. A) Longitud del pico. B) Longitud de la extremidad posterior. C) Longitud de los dedos.

correlacionada positiva y significativamente con el gradiente comportamental que define la búsqueda visual y táctil, y con el gradiente que determina la pauta especializada de barrido, indicando por tanto coevolución entre el cambio morfológico y el comportamental (Figs. 50A,B).

Respecto a la extremidad posterior, no resultaron significativas las correlaciones entre el gradiente de conducta que define la búsqueda continua y al acecho con ninguno de los componentes morfológicos de la pata (PC1PATA segmentos proximales, PC2PATA distales y PC3PATA anchura de la pelvis). Tampoco resultó significativa la correlación entre la longitud de la extremidad posterior y la frecuencia de la zancada. Sin embargo, sí se obtuvo una correlación significativa y positiva entre la longitud de los segmentos distales de la pata (PC2PATA) y la longitud de la zancada (Fig. 51; tabla 12).

Los resultados del análisis ecomorfológico entre los caracteres musculares (velocidad de contracción muscular), la frecuencia y la longitud de la zancada (Tabla 12), muestran que existe una correlación significativa, y por tanto coevolución, entre el cambio en la velocidad de contracción de los músculos *iliotibialis cranialis*, *iliotibialis lateralis* y *gastrocnemius* y la frecuencia de la zancada eliminado el efecto del tamaño (Figs. 52A,B,C). Así, a mayor velocidad de

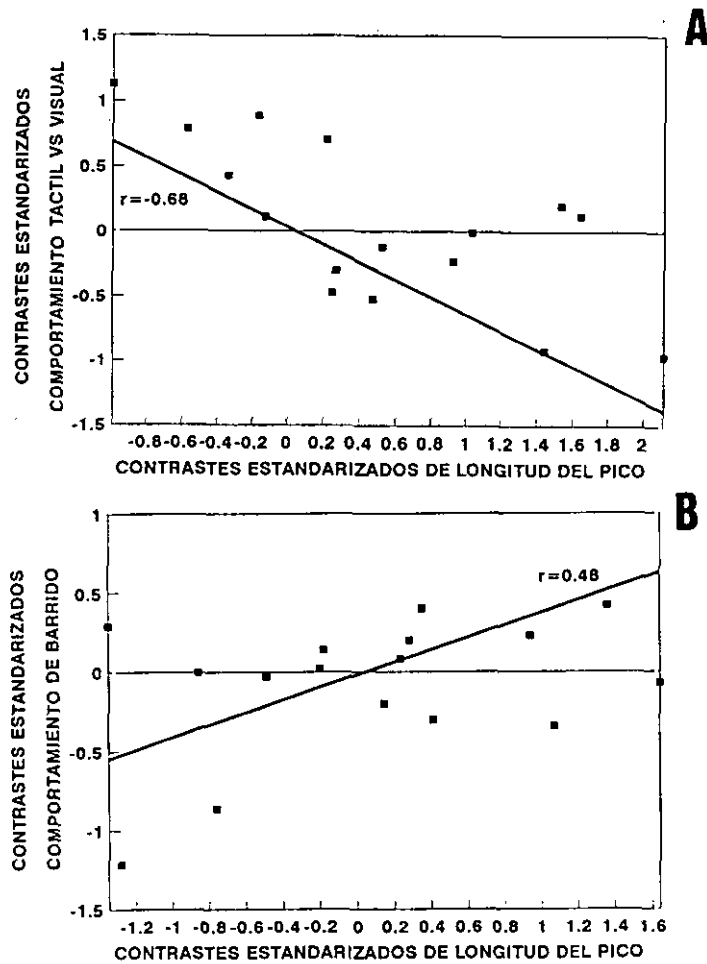


Fig. 50.- Correlación entre los contrastes filogenéticamente independientes de la longitud del pico y de los componentes principales que definen el comportamiento de búsqueda del alimento. A) Comportamiento táctil-visual. B) Comportamiento de barrido.

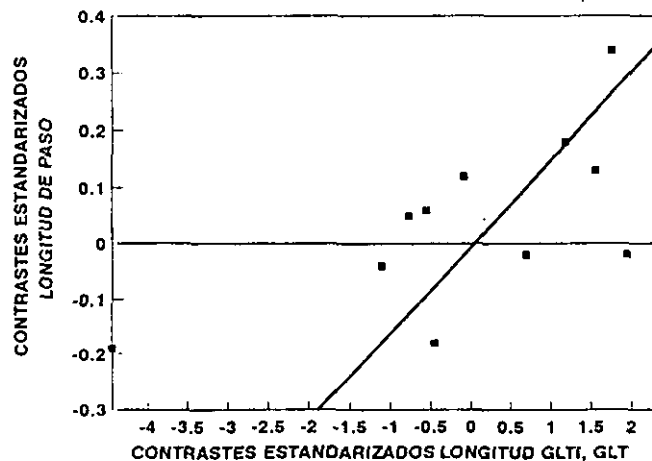


Fig. 51.- Correlación entre los contrastes filogenéticamente independientes de la longitud de los segmentos distales de la extremidad posterior y de la longitud del paso.

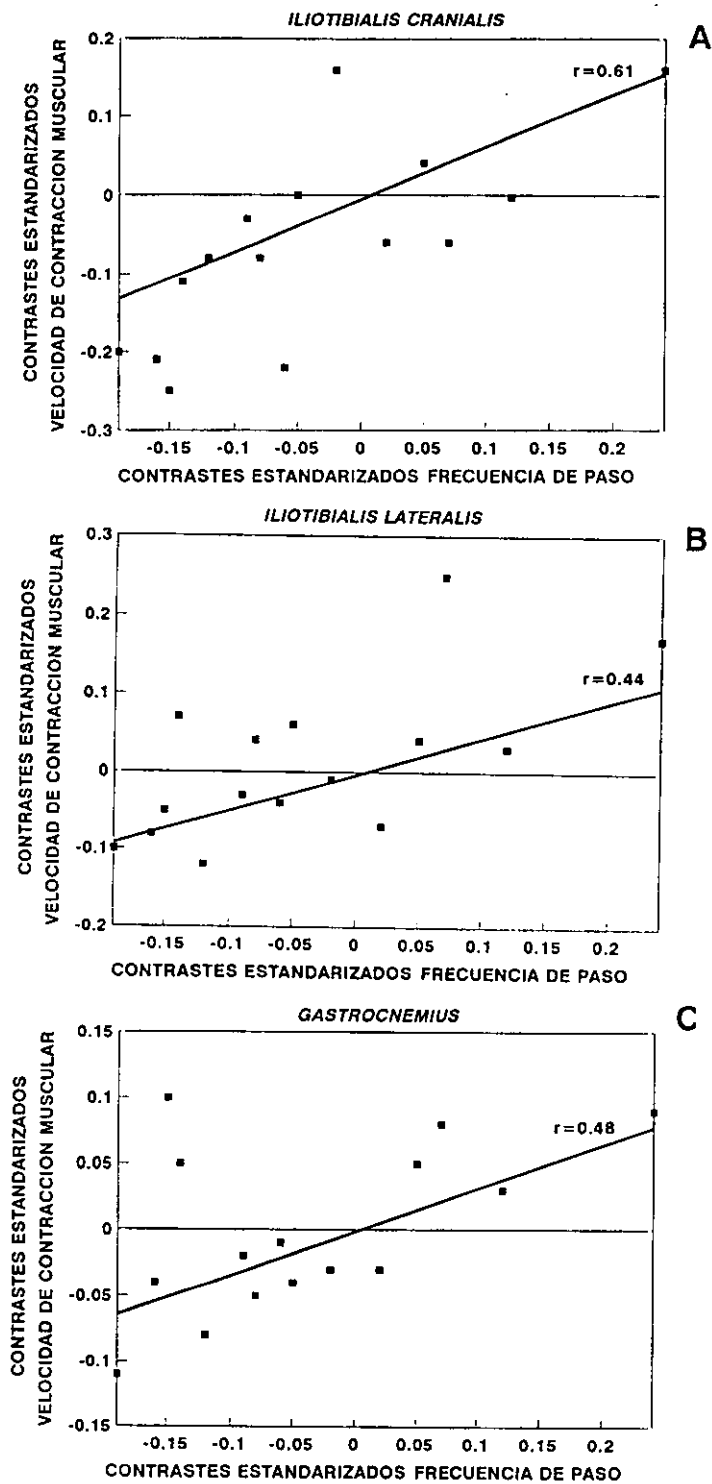


Fig. 52.- Correlación entre los contraste filogenéticamente independientes de la velocidad de contracción muscular y de la frecuencia del paso. A) *Iliotibialis cranialis*. B) *Iliotibialis lateralis*. C) *Gastrocnemius*.

contracción en estos músculos, mayor frecuencia de zancada. Sin embargo, no se obtuvo ninguna significación en las correlaciones entre esta variable y los músculos *iliofibularis*, *tibialis cranialis* y *flexor digitorum longus*. Tampoco se obtuvo ninguna correlación significativa entre el cambio muscular y el cambio en la longitud de la zancada.

Para valorar la importancia de cada uno de los tres músculos correlacionados con la frecuencia de la zancada, se realizó un análisis de regresión múltiple por pasos. Los resultados muestran la importancia del *M. iliotibialis cranialis* ($r^2=0.56$ $p<0.01$), en primer lugar, y del *M. iliotibialis lateralis* ($r^2=0.36$ $p<0.05$), después, en la frecuencia de zancada, frente al *M. gastrocnemius* ($r^2=0.23$ $p>0.05$), que no fue seleccionado en el análisis.

Respecto a los resultados de la relación existente entre morfología y selección de microhábitat (tabla 12), se obtuvieron correlaciones significativas entre el tamaño del pico, patas y dedos, y la profundidad media de alimentación (Fig. 53A,B,C). Por medio de un análisis de regresión múltiple por pasos se obtuvo cuál de las tres variables influía más en el uso del microhábitat, resultando únicamente seleccionada la longitud de los dedos. Las especies con dedos más largos explotan preferentemente las aguas más profundas ($r^2=0.24$ $p<0.05$).

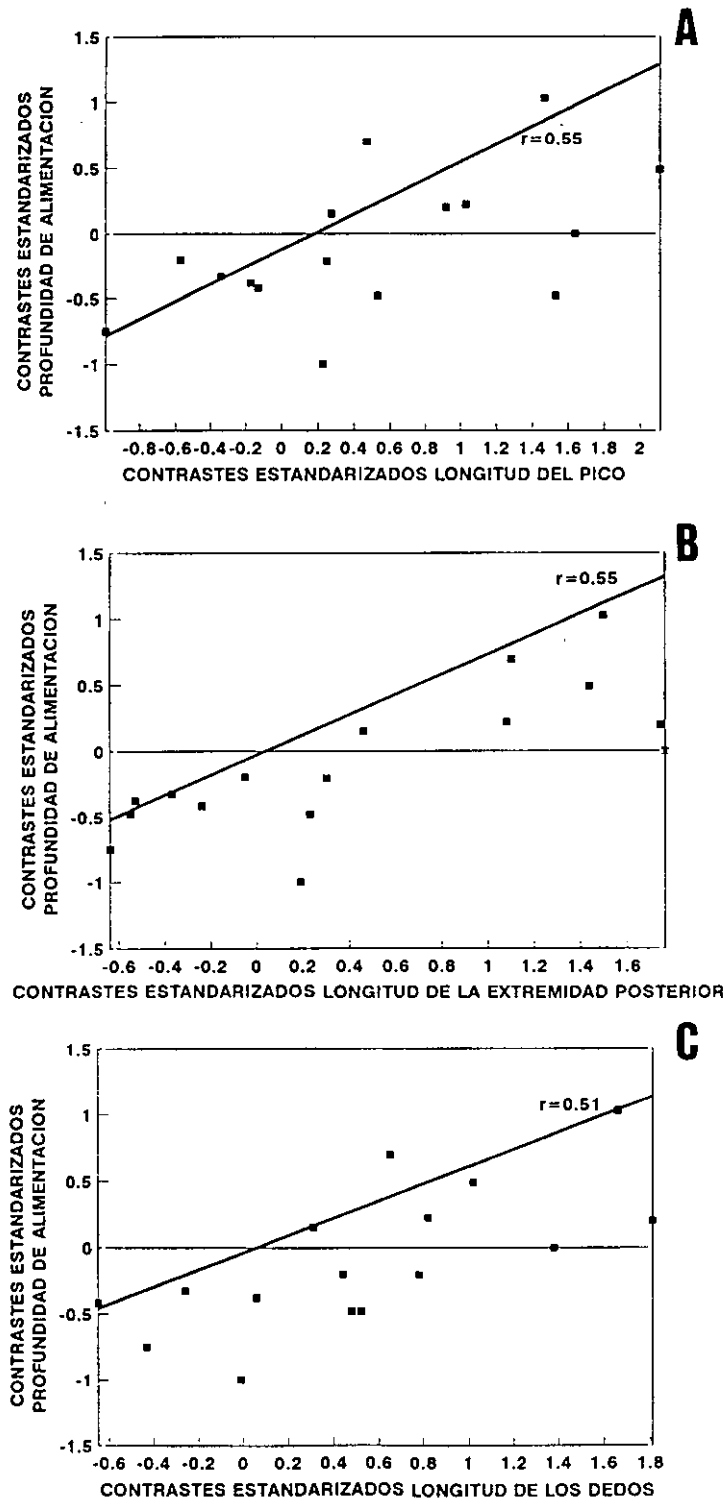


Fig. 53.- Correlación entre los contrastes filogenéticamente independientes de la profundidad de alimentación y la longitud absoluta de los sistemas morfológicos. A) Pico. B) Extremidad posterior. C) Dedos.

A partir de los análisis entre la selección de hábitat (medio salino y no salino) y el tamaño de la impresión de la glándula supraorbital se obtuvieron los resultados indicados en la figura 54. Como ya se ha comentado, la escasez de contrastes obtenidos en función de las especies y de la hipótesis filogenética (Fig. 48), no ha permitido aplicar ninguna prueba estadística. Sin embargo, puede observarse cómo, a excepción del contraste entre Limosa limosa y Limosa lapponica, las especies que ocupan hábitats salinos (litoral) tienen la impresión de las glándulas supraorbitales más grandes, una vez eliminado el efecto del tamaño, que las especies pertenecientes a mismo contraste pero que ocupan hábitats no salinos (arrozal y lagunas).

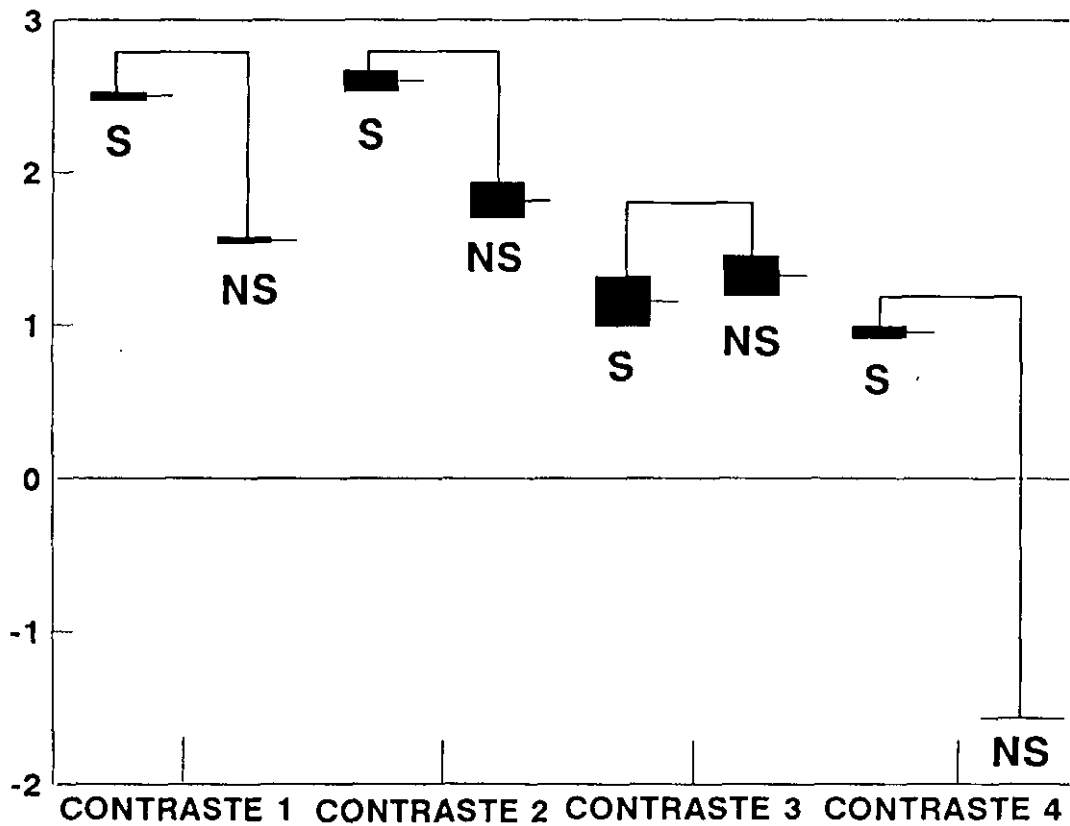


Fig. 54.- Comparación del tamaño relativo de la glándula supraorbital en los contrastes filogeneticamente independientes considerados. S: Especie/grupo de especies de hábitats salinos. NS: Especies/grupo de especies de hábitats no salinos.

5.- DISCUSION

En sus estudios sobre avifaunas, Schoener (1965) y Grant (1968) encontraron una relación positiva entre la homogeneidad del hábitat y el desplazamiento de caracteres en especies sintópicas. Teóricamente, las especies que ocupan hábitats homogéneos no tienen la posibilidad de repartir los recursos utilizando diferentes hábitats. Por tanto, en dichos hábitats las especies deberían mostrar diferencias en el comportamiento de búsqueda del alimento (sensu lato), y tales diferencias deberían tener un reflejo en su morfología, tal y como predice la hipótesis ecomorfológica.

Las aves limícolas ocupan mayoritariamente hábitats costeros (Burger, 1984). Aunque presentan ciertas diferencias en función de la naturaleza del substrato, relieve, grado de salinidad y de inundación debido a las mareas, estos hábitats muestran, al menos a un nivel macroestructural, una gran homogeneidad, careciendo de diversidad vertical. Este hecho está más acentuado en nuestra área de estudio, el Delta del Ebro, donde la no existencia de costas rocosas y la casi total carencia de oscilaciones mareales (que provocan variaciones ambientales de gran importancia para las aves limícolas; Burger et al., 1977; Connors et al., 1981), incrementan esta homogeneidad.

Los resultados de esta tesis muestran la existencia, en una serie de especies de limícolas, de modificaciones

morfológicas en el pico y extremidades posteriores que han surgido como adaptaciones ligadas a la explotación de los recursos en los medios costeros (coevolución de morfología y ecología), y que permiten la distribución y/o reparto de dichos recursos vía diferencias en la conducta de búsqueda del alimento.

5.1.- MORFOLOGIA Y CONDUCTA

La relación de la morfología del pico con la conducta alimentaria en aves ha sido ampliamente puesta de manifiesto por varios autores (morfología y tipo de dieta: Morse, 1971; Hespenheide, 1973; Grant, 1986; morfología y tamaño de presa: Newton, 1967, Willson, 1972; Abbott et al., 1977; morfología y movilidad de la presa: Beecher, 1962; Bock, 1964; Lederer, 1975). Asimismo, diversos autores han señalado la relación existente entre la morfología del pico y el comportamiento, referido principalmente a los modos de alimentación más frecuentemente empleados (Bock, 1966; Lagerquist & Ankney, 1989; Carrascal et al., 1990; Hull, 1991; Keast & Saunders, 1991; Woodall, 1991) y a una diferente utilización del microhábitat (Carrascal et al., 1990).

En las aves limícolas, los estudios llevados a cabo han señalado asimismo la importancia de la morfología del pico,

tanto a nivel interespecífico como intraespecífico, en cuanto al manejo de las presas (Swennen et al., 1983), dieta (Holmes & Pitelka, 1968; Strauch & Abele, 1979; Lifjeld, 1984) y selección de microhábitat (Baker, 1979; Gerritsen & Heezik, 1985). Nuestros resultados no sólo demuestran la existencia de una relación entre la morfología del pico y la conducta de búsqueda del alimento en las especies estudiadas (las especies con picos más largos capturan el alimento a mayor profundidad y utilizan un método táctil para capturar el alimento frente a las de pico corto que utilizan un método visual en superficie, cf. cap.4), sino que además demuestran que esta relación es adaptativa, y que el cambio morfológico ha surgido, a lo largo de la evolución, como respuesta a unos determinados cambios ambientales.

Zweers (1991) señala cuáles son los requerimientos funcionales que han de cumplir las especies que utilicen un método táctil para buscar el alimento: 1) gran capacidad de penetración en el substrato para obtener las presas, y 2) alta capacidad de inspección. En hábitats costeros una gran proporción de presas se encuentran bajo el suelo, algunas de ellas a varias decenas de centímetros de profundidad. La adquisición de picos largos y delgados disminuye los costos asociados a la penetración en el substrato y los de apertura y cierre de las mandíbulas una vez dentro del substrato. En

nuestras especies, los picos largos están asociados además (a excepción de Haematopus ostralegus, Himantopus himantopus y Recurvirostra avosetta que no son estrictamente táctiles) a la presencia de especializaciones morfológicas (quimiorreceptores) relacionadas con la recepción de estímulos localizadores de presas, que están situadas en el extremo distal del pico (Gerritsen et al, 1983, Heezik et al., 1983; Gerritsen & Meijboom, 1986) y que complementan la especialización que supone tener picos largos. Por tanto, el alargamiento del pico a lo largo de la evolución de las especies estudiadas ha ido asociado a un cambio en el método de captura del alimento mediante el tacto (de visual a táctil; Fig. 50A), suponiendo esto una ventaja adaptativa que disminuye los costos asociados con la captura de presas en profundidad. Estos resultados son, además, congruentes con la hipótesis propuesta por Zweers (1991) para explicar la evolución de la técnica de obtención del alimento en limícolas. Según este autor, la conducta primitiva sería la de picoteo. En hábitats costeros, la explotación de grandes áreas ricas en recursos en superficie durante la bajamar favorecería el desarrollo del método de "búsqueda y picoteo" (run-and-peck), suponiendo una ventaja adaptativa el alargamiento de las patas (cubrir mayor distancia), y como consecuencia, el alargamiento de los picos (efecto de compensación

morfológica). El siguiente paso evolutivo vendría como consecuencia del "descubrimiento", por parte de algunas aves, de los recursos situados bajo el substrato. En este estadio la selección natural favorecería aún más el alargamiento de los picos (a mayor longitud mayor rango de explotación). A partir de aquí se separaron dos grupos. Uno desarrolló el mecanismo del "toque directo" con la presa (e. g. Himantopus, Recurvirostra), y el otro desarrolló un mecanismo de quimiorrecepción (familia Scolopacidae). Nuestros datos, reflejando una tasa de cambio evolutivo más rápida en Scolopacidae y Recurvirostrinae en cuanto al alargamiento del pico y de las patas (Figs. 9 y 11; cf. también Barbosa, 1993a, 1993b) y la coevolución de estos dos sistemas (Fig. 7A), soportan la hipótesis de Zweers, además de demostrar que los cambios morfológicos en pico y patas en Charadrii han ido evolutivamente asociados a cambios en la conducta de búsqueda del alimento (visual vs táctil).

El sistema locomotor y particularmente las extremidades posteriores desempeñan un papel importante a la hora de acceder al alimento (Spring, 1965; Wortmann, 1972; Winkler & Bock, 1976; James, 1982; Lederer, 1984; Moreno, 1991). Las especies del suborden Charadrii, a excepción de la familia Glareolidae que son principalmente cazadores aéreos, se alimentan siempre sobre el suelo (Cramp, 1983). Sería

esperable que la conducta locomotora variara interespecíficamente en hábitats homogéneos (tal como se argumentó anteriormente) para optimizar el reparto de los recursos. En esta tesis hemos analizado como variable que afecta a la locomoción, la velocidad de búsqueda del alimento, y más concretamente dos parámetros que la definen (Sukhanov, 1968; Losos, 1990b): la longitud de paso y la frecuencia de zancada.

Durante la búsqueda del alimento, y bajo criterios de optimización, la velocidad de desplazamiento (espacio/tiempo) no debería diferir interespecíficamente, una vez eliminado el efecto del tamaño. Cavagna et al. (1977) y Gatesy & Biewener (1991), comparando numerosas especies de aves y primates, demuestran, efectivamente, que, en general, en todos los bípedos la mayor parte de la variabilidad observada en distintos parámetros de locomoción, entre ellos la velocidad de desplazamiento, es explicada por el tamaño de las especies. Nuestros resultados concuerdan con los de dichos autores y se ajustan a la predicción inicial, dado que no parecen existir diferencias en la velocidad de desplazamiento en las especies estudiadas una vez corregido el efecto talla (Fig. 42).

Cavagna et al. (1977) y Gatesy & Biewener (1991) demuestran, además, que la variación que queda sin explicar por el tamaño en cuanto a la velocidad de desplazamiento queda

explicada y se relaciona con la longitud relativa de los huesos de la extremidad posterior. De acuerdo con esto, nuestros resultados demuestran que, a lo largo de la evolución de estas especies, el incremento en la longitud de los segmentos distales de la pata ha ido asociado a un incremento en la longitud de la zancada, con la consecuente ventaja de poder recorrer más espacio por unidad de tiempo. Estos resultados se ajustan, además a las predicciones propuestas por Hildebrand (1974), Bakker (1975) y Coombs (1978) y derivadas de modelos biomecánicos, según las cuales las especies con patas relativamente más largas deberían ser las más veloces.

Según se muestra en la figura 43, las especies con mayor longitud de zancada tienden a disminuir la frecuencia de paso (Dagg, 1977), probablemente como compensación para mantener constante la velocidad de desplazamiento. Sin embargo, la correlación entre la longitud de los segmentos distales de la pata (PC2PATA) y la frecuencia de paso no dio significativa. Parece, por tanto, que el cambio evolutivo en la velocidad de desplazamiento no ha afectado exclusivamente al sistema esquelético, sino que, probablemente otra parte de la morfología ha debido modificarse para compensar este desajuste entre frecuencia de paso y longitud de la pata.

Diversos autores (Sukhanov, 1968; Marsh, 1988) han

señalado que la frecuencia de zancada debería estar fundamentalmente determinada por factores fisiológicos y biomecánicos relacionados con la musculatura. Efectivamente, nuestros resultados, obtenidos a partir de modelos biomecánicos formulados para los principales músculos locomotores (ver 2.2.1), muestran la existencia de una relación directa entre la velocidad de contracción de dichos músculos y la frecuencia de zancada, y que los cambios en estas dos variables han ocurrido paralelamente a lo largo de la evolución. No obstante, dichos cambios no han afectado por igual a todos los músculo implicados. Así, la variación muscular es más importante en el segmento proximal (*M. iliotibialis cranealis* y *M. iliotibialis lateralis*) que en los distales (*M. gastrocnemius*, *M. ilifibularis*, *M. tibialis cranialis* y *M. flexor digitorum longus*).

El cambio en el *M. iliotibialis cranialis*, cuya función principal es flexionar el fémur, es el que explica la mayor parte de la variación en la frecuencia de zancada. Esto concuerda con los resultados de Hinchliffe & Johnson (1980), quienes proponen que una flexión rápida y efectiva del fémur es utilizada para desplazar el resto de la pata con un movimiento de balanceo, incrementándose así la velocidad de desplazamiento a través del incremento en la frecuencia de la zancada.

La variación en los músculos extensores del tibiotarso (*M. iliotibialis lateralis*) y del tarsometatarso (*M. gastrocnemius*) también muestra coevolución con la variación en la frecuencia de zancada, sin que esta relación exista entre la variable conductual y los músculos flexores de esos mismos segmentos (*M. iliofibularis*, flexor del tibiotarso y *M. tibialis cranialis*, flexor del tarsometatarso). Cracraft (1971) y Gatesy & Biewener (1991) señalan que, durante la locomoción bípeda, son más importantes los movimientos de flexión que los de extensión. Esta aparente contradicción con nuestros resultados podría explicarse si se considera la posibilidad de que la flexión de las articulaciones esté fundamentalmente relacionada con la fuerza de contracción muscular, más que con la velocidad de contracción, dado que dicha fuerza ha de contrarrestar el efecto de la gravedad (tendente a cerrar las articulaciones).

La velocidad de contracción del *M. flexor digitorum longus* tampoco mostró correlación con la frecuencia de paso. La principal acción de este músculo durante la locomoción es el impulso hacia adelante del animal una vez que el pie está en contacto con el suelo (Alexander et al., 1979). Este impulso se consigue en gran medida a partir de la energía almacenada fundamentalmente en el tendón (Alexander, 1990) siendo muy probable que la mayor parte de la variación que

pueda existir en este músculo esté relacionada con el peso corporal (Alexander, 1977).

Los resultados anteriores ponen de manifiesto que la locomoción es una función (conducta) que emerge de la acción coordinada de varios sistemas que actúan en consonancia (Bennett, 1989), dos de los cuales son el esquelético y el muscular. Considerando dos parámetros que definen velocidad de desplazamiento, longitud de zancada y frecuencia de paso, nuestros resultados muestran que:

1) Parece existir un intercambio (trade-off) entre ambos parámetros a la hora de optimizar la velocidad de desplazamiento; unas especies incrementan la longitud de zancada disminuyendo la frecuencia, y otras hacen lo contrario;

2) Se aprecian dos estrategias evolutivas en la conducta locomotora de las aves limícolas y que han actuado sobre la velocidad de desplazamiento. Unas especies han alargado los segmentos distales de la pata como modificación adaptativa que incrementa (ventaja) la longitud de la zancada; otras, han modificado el sistema esqueleto-muscular del segmento proximal consiguiendo un incremento (ventaja) en la frecuencia de zancada. Estas dos tendencias son claras cuando se analiza la tasa de cambio evolutivo en los segmentos distales y proximales, observándose diferencias según los grupos de

especies.

Los resultados eco-etológicos también referentes a conducta locomotora y expuestos en el cap. 3 (apartado 3.2.2), mostraron la existencia de un gradiente que definía especies con una locomoción continua (caza continua) frente a especies que mostraban una locomoción con pausas (caza al acecho). Los análisis ecomorfológicos no mostraron, sin embargo, coevolución de ninguno de los componentes morfológicos de las extremidades posteriores (segmentos proximales y/o distales) con el gradiente que caracteriza dichos modos de locomoción. Nuestro argumento para explicar este desajuste es que la locomoción continua, por tener que ser mantenida en el tiempo, dependerá fundamentalmente de la capacidad de resistencia del individuo. Fry (1947) y Bennett (1985, 1989) han señalado que el factor limitante de la capacidad de resistencia durante la locomoción de un animal es la tasa máxima de metabolismo aeróbico y no la estructura del complejo esqueleto-muscular. Walton (1993) estudiando algunas especies de Hylidae observa que dicha relación funcional ha sido mantenida a lo largo de la evolución, de forma que un incremento en la tasa metabólica ha favorecido el incremento de la capacidad de realizar actividades como la locomoción sostenida en el tiempo. En las aves limícolas es probable que este patrón evolutivo se mantenga. Sin embargo para comprobarlo es necesario abordar el

problema desde un punto de vista experimental, a través de la medición mediante respirometría del consumo de oxígeno durante una locomoción sostenida a distintas velocidades (ver Walton & Anderson, 1988).

5.2.- MORFOLOGIA Y HABITAT

Los resultados muestran que, tanto la morfología del pico como la de la extremidad posterior están relacionadas con la selección y uso del microhábitat. Varios autores han encontrado que las especies que forman una comunidad reparten los recursos existentes en el ambiente utilizando diferentes microhábitats (Root, 1967; Eckardt; 1979, Noon, 1981). Diferencias en estructura del hábitat (Gutiérrez, 1980; Holmes & Robinson, 1981), y en el uso de los substratos de alimentación (MacArthur, 1958; Root, 1967; Carrascal & Tellería, 1985) se han apuntado como determinantes que explican la repartición de los recursos. Sin embargo, la aproximación morfológica para explicar dichos repartos ha sido, en general, poco tratada (ver, sin embargo, Block et al., 1991; Moreno & Carrascal, 1993).

En limícolas varios autores han puesto de manifiesto las distintas preferencias de algunas especies de Calidris por el tipo de substrato y el cambio de comportamiento asociado a la

explotación de dicho substrato, relacionándolo con la morfología principalmente del pico. Puttick (1979), Burton (1974) y Grant (1984) observan en Calidris y Limnodromus griseus diferentes proporciones de picoteos y sondeos dependiendo de la distancia al borde del agua y del grado de compactación del substrato en función de la humedad. Ashmole (1970) señala diferencias en el comportamiento y la selección del substrato en Calidris pusilla y Calidris mauri, indicando que estas diferencias se deben probablemente a la relación existente entre la longitud del pico y las variables consideradas. Harrington (1982) observa diferencias en el reparto del hábitat durante la bajamar en función de la asociación entre longitud de pico, substrato y técnica de caza utilizada. Gerritsen & Heezik (1985) abordan el problema experimentalmente en tres especies de correlimos Calidris alba, Calidris maritima y Calidris alpina obteniendo resultados semejantes y poniendo de manifiesto la adecuación del comportamiento a las condiciones locales en función de la distinta penetrabilidad del substrato. En esta tesis se ha abordado otro problema menos tratado en la bibliografía: la selección del microhábitat en cuanto a la profundidad a la cual se alimentan las especies y su relación con la morfología. Dado que el 62% del tiempo de alimentación para el conjunto de las especies se desarrolla en terrenos cubiertos

de agua (Fig. 46), se ha supuesto que, en nuestra área de estudio, es la profundidad del agua más que las diferencias en tipos de substratos, la variable que condiciona la repartición de las especies, y que, por tanto, existirán patrones ecomorfológicos que pongan de manifiesto dicha relación.

Nuestros resultados demuestran la existencia de una evolución sincrónica entre el incremento en la longitud de pico, patas y dedos y el incremento en la profundidad del substrato preferentemente explotado durante la alimentación, siendo el cambio en la longitud de los dedos el que explica la mayor parte de la variación en la profundidad. La relación entre morfología de pico y patas y la profundidad ya ha sido puesta de manifiesto por diversos autores (Baker, 1979; Rylander, 1980; Claireaux & Yésou, 1986; Barbosa, 1993a). Baker (1979) y Ishikawa & Nakamura (1988) señalan que, probablemente, el ambiente es menos restrictivo para las aves que poseen picos largos al permitirles capturar sus presas en un amplio rango de profundidades. Las aves de picos cortos, por el contrario, ven limitado dicho rango (Fig. 46). El alargamiento de las patas podría ser explicado esgrimiendo este mismo argumento, aunque también podría serlo considerando, según propone Zweers (1991) en su modelo de evolución del sistema alimentador en limícolas (cf. supra 5.1: Morfología y conducta), que dicho alargamiento se produce como

efecto para compensar el incremento en la longitud del pico.

A pesar de la importancia que tiene la morfología del pico y de las patas, nuestros resultados revelan una mayor relevancia en términos de varianza explicada, de la longitud de los dedos, hecho este que nunca ha sido apuntado con anterioridad en limícolas. Un incremento en la longitud de los dedos implica un incremento en la superficie de sustentación del animal. Caminar en el agua aumentaría el desequilibrio, sobre todo a medida que aumenta la velocidad. Las especies con dedos más largos ganarán, pues, estabilidad durante la locomoción, explotando con ventaja las zonas más profundas.

Los resultados ecomorfológicos apoyan además los obtenidos en cuanto a la evolución en términos de tasas de cambio evolutivo para el tamaño absoluto de cada sistema. El hecho de que no existan diferencias en la tasa de cambio (Fig. 8B,C,D) indica que en el curso de la evolución, la diferenciación de las especies en el tamaño, incluyendo el corporal (Fig. 8A), ha tenido la misma importancia en todo el suborden Charadrii, hecho que podría haber favorecido la diferenciación entre conespecíficos y por tanto la repartición de los recursos disponibles.

Respecto a la selección del hábitat, la mayoría de los modelos de selección óptimo suponen la morfología y la fisiología constante y que lo único modificable es el

comportamiento (Rosenzweig, 1991). Esto, en principio, no es del todo cierto; lo único que parece demostrado es que la tasa de cambio evolutivo es más lenta para rasgos morfológicos que para comportamentales (Wcislo, 1989; Garland, 1992). Por tanto, como Rosenzweig (1991) señala, no se logrará un completo conocimiento de la evolución de la selección de hábitat hasta que no se conozca la evolución de la morfología.

En nuestro área de estudio existen tres hábitats principales, litoral, arrozal y lagunas. A excepción de las lagunas, que se caracterizan por presentar las mayores profundidades de agua ($r=0.80$ $p<0.01$) y que son seleccionadas principalmente por la avoceta y la cigüeñuela, litoral y arrozal, presentan complejidades estructurales semejantes (obs. pers) pudiendo considerarse homogéneas. En ausencia prácticamente de mareas, factor que determina la mayor parte de la variación estructural del litoral y que condiciona la vida de los limícolas litorales (Burger et al., 1977; Connors et al., 1981), la homogeneidad entre litoral y arrozal es aún mayor, siendo el grado de salinidad el factor que más varía entre los dos hábitats (Maldonado, 1977).

En aves el exceso de sal es eliminado por los riñones y por las glándulas nasales, siendo estas últimas la principal vía de excreción (Peaker & Linzell, 1975; Skadhauge, 1982). La localización y tamaño de las glándulas nasales ha sido

descrita para un gran número de especies incluyendo las limícolas (Technau, 1936), estando situadas siempre en la región supraorbital. La presión salina que soporta un ave que frecuenta medios salinos se incrementa al alimentarse de invertebrados isotónicos con dichos medios (Schlieper, 1971), como es el caso de nuestras especies. Esta alta presión limita el aporte de alimento debido al coste energético asociado a la eliminación de este exceso de sal (Klaassen & Ens, 1990). Por tanto, el funcionamiento y la eficacia de la glándulas supraorbitales es de gran importancia a la hora de explotar hábitats altamente salinos. Staatland (1967) muestra la relación existente entre el tamaño de las glándulas y el volumen de secreción. Nuestros resultados, aunque no pueden ser contrastados estadísticamente, apuntan hacia una coevolución entre el tamaño de las glándulas supraorbitales (a partir de su impresión en el cráneo) y la selección de hábitat en limícolas, de forma que las especies que seleccionan hábitats más salinos (litoral) poseen glándulas supraorbitales mayores (Fig. 54). Resultados similares han sido encontrados considerando un mayor número de especies de limícolas (Barbosa, en preparación), varios niveles taxonómicos (Staatland, 1967), y considerando especies de la subfamilia Charadriinae (Bock, 1958, 1963). No obstante, Siegel-Causey (1990) señala, que en el caso de la familia Phalacrocoracidae,

la influencia del hábitat en el tamaño de la glándula no es mayor que el efecto de la filogenia.

Las hipótesis ecomorfológicas son esencialmente predicciones sobre la relación adaptativa (sensu Williams, 1966; Gould & Vbra, 1982) entre la morfología y la ecología (James, 1982; Niemi, 1985; Voss, 1988). Este estudio junto con otros llevados a cabo desde el año 1990 (Losos, 1990a; Moreno & Carrascal, 1993, 1994) es de los primeros que analizan la evolución de los patrones ecomorfológicos en un contexto estrictamente filogenético. Los resultados confirman que la morfología, la capacidad de ejecución, la ecología y el comportamiento han evolucionado sincrónicamente en nuestras especies de estudio. Se ha mostrado cómo el tamaño de las estructuras (pico y patas), por una parte, y las proporciones relativas de dichas estructuras han coevolucionado con cambios ecológicos (sensu lato). Por tanto, las diferencias morfológicas pueden considerarse adaptaciones para la utilización de microhábitas diferentes y uso de distintas técnicas de búsqueda del alimento (Greene, 1986), considerando la ventaja en la capacidad de ejecución ("performance") que dichas diferencias suponen para las especies que las manifiestan.

Una aproximación filogenética en los estudios ecomorfológicos es necesaria por dos motivos: por un lado

permite comprobar predicciones implícitas en la hipótesis ecomorfológica (coevolución en dos tipos de caracteres, morfológicos y ecológicos); por otro, eliminar el efecto de antecesor común en los rasgos compartidos. La presencia de uniformidad en rasgos morfológicos y ecológicos en todos los miembros de un grupo monofilético no excluye la posibilidad de que sean heredados de un antecesor común (rasgos plesiomórficos). Sin eliminar esta posibilidad se corre el riesgo de sobreestimar la cantidad de evolución adaptativa que ha tenido lugar a lo largo de la historia evolutiva de las especies consideradas (Lauder, 1981; Huey, 1987, Donoghue, 1989).

Aunque los análisis confirman las relaciones entre morfología y ecología (sensu lato), y su coevolución, existe una considerable cantidad de variación no explicada. Esto sugiere que, probablemente, se requiera el análisis de otras variables no tenidas en cuenta en este estudio: medidas más precisas de la capacidad locomotora mediante técnicas sofisticadas de cinematografía de alta velocidad y análisis de movimientos, análisis respirométricos, estudios morfológicos a nivel celular, actividad neuromuscular, o el estudio de diferencias en la dieta. Esto probablemente incrementaría el poder explicativo de algunos de los análisis llevados a cabo.

6. BIBLIOGRAFIA

- ABBOTT, I., ABBOTT, L.K. & GRANT, P.R. 1977. Comparative ecology of Galápagos ground finches (Geospiza): evaluation of the importance of floristic diversity and interspecific competition. Ecological Monographs 49: 151-184.
- ALEXANDER, R. McN. 1977. Terrestrial locomotion. En Alexander, R. McN. & Goldspink, G. (Eds.) Mechanics and energetics of animal locomotion. Chapman & Hall. London.
- ALEXANDER, R. McN. 1990. Elastic mechanisms in the locomotion of vertebrates. Netherlands Journal of Zoology 40: 93-105.
- ALEXANDER, R. McN., MALOIY, G.M.O., NJAU, R. & JAYES, A.S. 1979. Mechanics of running of the ostrich (Struthio camelus). Journal of Zoology London 187: 169-178.
- ALTMANN, J. 1974. Observational study of behaviour: sampling methods. Behaviour 49: 227-267.
- ASHMOLE, M.J. 1970. Feeding of Western and Semipalmated Sandpipers in Peruvian winter quarters. Auk 87: 131-135.
- BAKER, M.C. & BAKER, A.E.M. 1973. Niche relationships among six species of shorebirds on their wintering and breeding ranges. Ecological Monographs 43: 193-212.
- BAKER, M.C. 1979. Morphological correlates of habitat selection in a community of shorebirds (Charadriiformes).

Oikos 33: 121-126.

BAKKER, R.R. 1975. Experimental and fossil evidence for the evolution of tetrapod bioenergetics. En Gates, D.M. and Schmerl, R.B. (Eds.) Perspectives of biophysical ecology. Springer-Verlag, New York.

BARBOSA, A. 1989. The quadrate bone in the Spanish waders (Aves: Charadriiformes). Annales de la Société Royale Zoologique de Belgique 119(supplement 1): 29 (resumen).

BARBOSA, A. 1990. Identification key of Iberian waders (Charadriiformes) based on the os quadratum. Miscelanea Zoologica 14: 181-185.

BARBOSA, A. 1991. European waders identification key on the basis of the cranial morphology. Ardeola 38:249-263.

BARBOSA, A. 1992. Areas importantes para las aves limícolas en España. En Aves limícolas. Anuario Ornitológico. Miraguano Ed. Madrid.

BARBOSA, A. 1993a. Morphometric variation of the hindlimb of waders and its evolutionary implications. Ardeola 40: 65-75.

BARBOSA, A. 1993b. Evolution of bill and leg morphology in waders (Aves: Charadrii) pp: 24 (resumen). En: Evolution 93. Fourth Congress of the European Society for Evolutionary Biology. Montpellier (France).

BARBOSA, A. 1993c. Scanning behaviour of visual- and tactile-

- feeding waders (Aves: Charadrii) pp: 23 (resumen). En: Evolution 93. Fourth Congress of the European Society for Evolutionary Biology. Montpellier (France).
- BARBOSA, A. 1994. Turnstone-like feeding in Redshank. Wader Study Group Bulletin (En prensa)
- BAUMEL, J.J.; KING, A.S., LUCAS, A.M., BREAZILLE, J.E. & EVANS, H.E. 1979. Nomina Anatomica Avium. Academic Press. London.
- BEECHER, W.J. 1962. The biomechanics of the bird skull. Bulletin of the Chicago Academy of Sciences 11: 10-33.
- BENNETT, A.F. 1985. Energetics and locomotion. En: Hildebrand, M., Bramble, D.M., Liem, K.F. and Wake, D.B. (Eds.) Functional vertebrate morphology. Harvard University Press. Cambridge.
- BENNETT, A.F. 1989. Integrated studies of locomotor performance. En: Wake, D.B. & Roth, G. (Ed.) Complex organismal functions: integration and evolution in vertebrates. John Wiley & Sons. New York.
- BLOCK, W.M., BRENNAN, L.A. & GUTIERREZ, R.J. 1991. Ecomorphological relationships of a guild of ground-foraging birds in northern California, USA. Oecologia 87: 449-458.
- BOCK, W.J. 1958. A generic review of the plovers

- (Charadriinae, Aves). Bulletin Museum Comparative Zoology. Harvard Collection 118: 27-97.
- BOCK, W.J. 1963. Evolution and phylogeny in morphologically uniform groups. American Naturalist 97: 265-285.
- BOCK, W.J. 1964. Kinetics of the avian skull. Journal of Morphology 144: 1-42.
- BOCK, W.J. 1966. An approach to the functional analysis of bill shape. Auk 83: 10-51.
- BOCK, W.J. 1990. From biologische Anatomie to ecomorphology. Netherlands Journal of Zoology 40: 254-277.
- BOCK, W.J. & VON WAHLERT, G. 1965. Adaptation and the form-function complex. Evolution 19: 269-299.
- BOCK, W.J. & SHEAR, R. 1972. A staining method for gross dissection of vertebrate muscle. Anatomie Anzeiger 130: 222-227.
- BÖKER, H. 1935-7. Vergleichende biologische Anatomie der Wirbeltiere. Jena, G. Fischer Verlag.
- BOOKSTEIN, F.L., CHERNOFF, B., ELDER, R., HUMPHRIES, J., SMITH, G. & STRAUSS, R. 1985. Morphometric in evolutionary Biology. The Academy of Natural Science of Philadelphia, Spec. Publ. No. 15.
- BÜHLER, P. 1981. Functional anatomy of the avian jaw apparatus. En King, A.S. & McLelland, J. (Eds.) Form and function in birds. Vol 2. Academic Press. Londres.

- BURGER, J. 1984. Shorebirds as marine habitats. En Burger, J. & Olla, B.L. (Eds.) Shorebirds: Breeding behavior and populations. Vol. 5. Plenum Press. New York.
- BURGER, J., HOWE, M.A., HAHN, D.C. & CHASE, J. 1977. Effects of tide cycles on habitat selection and habitat partitioning by migrating shorebirds. Auk 94: 743-758.
- BURT, W.H. 1930. Adaptive modifications in the woodpeckers. University California Publications Zoology 32: 455-524.
- BURT, A. 1989. Comparative methods using phylogenetically independent contrasts. Oxford Survey of Evolutionary Biology 6: 33-53.
- BURTON, P.J.K. 1974. Feeding and the feeding apparatus in waders: a study of anatomy and adaptations in the Charadrii. Brithish Museum (Natural History). London.
- CARRASCAL, L.M., MORENO, E. & TELLERIA, J.L. 1989. Ecomorphological relationships in a group of insectivorous birds of temperate forests in winter. Holarctic Ecology 13: 105-111.
- CARRASCAL, L.M. & TELLERIA, J.L. 1985. Estudio multidimensional del uso del espacio en un grupo de aves insectívoras forestales durante el invierno. Ardeola 32: 95-113.
- CAVAGNA, G.A., HEGLUND, N.C. & TAYLOR, C.R. 1977. Mechanical work in terrestrial locomotion: two basic mechanisms for

- minimizing energy expenditure. American Journal of Physiology 233: 243-261.
- CLAIREAUX, P. & YESOU, P. 1986. Utilisation d'un marais saumâtre par l'avocette (Recurvirostra avosetta) influence de quelques paramètres du milieu. Gibier Faune Sauvage 3: 97-113.
- CONNORS, P.G., MYERS, J.P., CONNORS, C.S.W. & PITELKA, F.A. 1981. Interhabitat movements by sanderlings in relation to foraging profitability and the tidal cycle. Auk 98: 49-64.
- COOMBS, W.P. 1978. Theoretical aspects of cursorial adaptations in dinosaurs. Quarterly Review of Biology 53: 398-418.
- CLUTTON-BROCK, T.H. & HARVEY, P.H. 1977. Primate ecology and social organisation. Journal of Zoology London 183: 1-39.
- CRACRAFT, J. (1971). The functional morphology of the hindlimb of the domestic pigeon, Columbia livia. Bulletin American Museum Natural History 144: 175-268.
- CRAMP, S. 1983. Handbook of birds of Europe, the Middle East and North Africa. Vol. III. Waders to Gulls. Oxford University Press.
- DAGG, A.I. 1977. The walk of the Silver gull (Larus novaehollandiae) and of other birds. Journal of Zoology

- London 182: 529-540.
- DONOGHUE, M.J. 1989. Phylogenies and the analysis of evolutionary sequences, with examples from seed plants. Evolution 43: 1137-1156.
- ECKHARDT, R.C. 1979. The adaptive syndromes of two guilds of insectivorous birds in the Colorado Rocky Mountains. Ecological Monographs 49: 129-149.
- EMERSON, S.B. 1991. The ecomorphology of Bornean tree frogs (family Rhacophoridae). Zoological Journal of the Linnean Society 101: 337-357.
- ENGELS, W.L. 1940. Structural adaptations in thrashers (Mimidae: genus Taxostoma) with comments on interspecific relationships. University California Publications Zoology 42: 341-400.
- FELSENSTEIN, J. 1985. Phylogenies and the comparative method. American Naturalist 125: 1-15.
- FELSENSTEIN, J. 1988. Phylogenies and quantitative characters. Annual Review of Ecology and Systematics 19: 445-471.
- FREEMAN, S. & JACKSON, W.M. 1990. Univariante metrics are not adequate to measure avian body size. Auk 107:69-74.
- FRY, F.E.J. 1947. Effects of the environment on animal activity. Publications of the Ontario fisheries resources laboratory 68: 1-62.

- GANS, C. 1982. Fiber architecture and muscle function.
Exercise and Sport Sciences Reviews 10: 160-207.
- GANS, C. & DE VREE, F. 1987. Functional bases of fiber length and angulation in muscle. Journal of morphology 192: 63-85.
- GARLAND, T. 1992. Rate test for phenotypic evolution using phylogenetically independent contrasts. American Naturalist 140: 509-519.
- GARLAND, T., HARVEY, P.H. & IVES, A.R. 1992. Procedures for the analysis of comparative data using phylogenetically independent contrasts. Systematic Biology 41: 18-32.
- GATESY, S.M. & BIEWENER, A.A. 1991. Bipedal locomotion: effects of speed, size and limb posture in birds and humans. Journal of Zoology London 224: 127-147.
- GERRITSEN, A.F.C, van HEEZIK, Y.M. & SWENNEN, C. 1983. Chemoreception in two further Calidris species (C. maritima and C. canutus). Netherlands Journal of Zoology 33: 485-496.
- GERRITSEN, A.F.C & van HEEZIK, Y.M. 1985. Substrate preference and substrate related foraging behaviour in three Calidris species. Netherlands Journal of Zoology 35: 671-692.
- GERRITSEN, A.F.C & MEJBOOM, A. 1986. The role of touch in prey

- density estimation by Calidris alba. Netherlands Journal of Zoology 36: 530-562.
- GITTLEMAN, J.L. & HARVEY, P.H. 1982. Carnivore home-range size, metabolic needs and ecology. Behavioral Ecology and Sociobiology 10: 57-64.
- GORDON, A.M., HUXLEY, A.F. & JULINA, F. 1966. The variation in isometric tension with sarcomere length in vertebrate muscle fibers. Journal of Physiology 184: 170-190.
- GOULD, S.J. & VRBA, E. 1982. Exaptation - a missing term in the science of form. Paleobiology 8: 4-15.
- GRAFEN, A. 1989. The phylogenetic regression. Philosophical Transactions of the Royal Society of London B. Biological Sciences 326: 119-157.
- GRANT, J. 1984. Sediment microtopography and shorebird foraging. Maritime Ecology Progress Series 19: 293-296.
- GRANT, P.R. 1968. Bill size, body size, and the ecological adaptations of bird species to competitive situations on islands. Systematic Zoology 17: 319-333.
- GRANT, P.R. 1986. Ecology and evolution of Darwin's finches. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
- GREEN, H.W. 1986. Diet and arboreality in the emerald monitor, Varanus prasinus, with comments on the study of adaptation. Fieldiana, Zoology New Series 31: 1-12.

- GRIMMETT, R. & JONES, T. 1989. Important bird areas in Europe. ICBP Technical Publications.
- GUTIERREZ, R.J. 1980. The comparative ecology of the mountain and California quails in the Carmel Valley, California. Living Bird 18: 71-93.
- HAMILTON, R.B. 1975. Comparative behavior of the American Avocet and Black-necked Stilt. Ornithological Monographs 17.
- HARRINGTON, B.A. 1982. Morphometric variation and habitat use of Semipalmated Sandpipers during a migratory stopover. Journal of Field Ornithology 53: 258-252.
- HARVEY, P.H. & PAGEL, M.D. 1991. The comparative method in evolutionary biology. Oxford University Press. Oxford.
- HARVEY, P.H. & COTGREAVE, P. 1991. Avian phylogeny and distribution. Trends in Ecology and Evolution 6: 268-269.
- van HEEZIK, Y.M., GERRITSEN, A.F.C. & SWENNEN, C. 1983. The influence of chemoreception on the foraging behaviour of two species of sandpiper, Calidris alba and Calidris alpina. Netherlands Journal of Sea Research 17: 47-56.
- HESPENHEIDE, H.A. 1973. Ecological inferences from morphological data. Annual Review in Ecology and Systematics 4: 213-229.
- HILDEBRAND, M. 1974. Analysis of vertebrate structure. John Wiley & Sons, New York.

- HINCHLIFFE, J.R. & JOHNSON, D.R. 1980. The development of the vertebrate limb. An approach through experiment, genetics and evolution. Oxford Science Publication. Clarendon Press. Oxford.
- HOLMES, R.T. & PITELKA, F.A. 1968. Food overlap among coexisting sandpipers on the northern Alaskan tundra. Systematic Zoology 17: 305-318.
- HOLMES, R.T. & ROBINSON, S.K. 1981. Tree species preference of foraging insectivorous birds in a hardwood forest. Oecologia 48: 31-35.
- HULBERT, S.H. 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. Ecological Monographs 54: 187-211.
- ISHIKAWA, T. & NAKAMURA, T. 1988. Ecological separation and comparative feeding behaviour of shorebirds in Niigata Prefecture. Japanese Journal of Ornithology 36: 159-171.
- JAMES, F.C. 1982. The ecological morphology of birds: a review. Annales Zoologici Fennici 19:265-275.
- JEHL, J.R. & MURRAY, B.G. 1986. The evolution of normal and reverse sexual size dimorphism in shorebirds and other birds. En Johnston, R.F. (Ed.) Current Ornithology Vol. 3. Plenum Press. New York.
- JOLICOEUR, P. 1963. The multivariate generalization of the allometry equation. Biometrics 19: 497-499.

- JÖNSSON, P.E. & ALERSTAN, T. 1990. The adaptive significance of parental role division and sexual size dimorphism in breeding shorebirds. Biological Journal of the Linnean Society 41: 301-314.
- KARR, J.R. & JAMES, F.C. 1975. Ecomorphological configurations and convergent evolution of species and communities. En: CODY, M.L. & DIAMOND, J.M. (Eds.) Ecology and Evolution of Communities, pp. 258-291. Harvard University Press, Cambridge.
- KEAST, A. & SAUNDERS, S. 1991. Ecomorphology of the North American Ruby-crowned (Regulus calendula) and Golden-crowned (R. satrapa). Auk 108: 880-888.
- KLAASSEN, M. & ENS, B.J. 1990. Is salt stress a problem for waders wintering on the banc d'Arguin, Mauritania? Ardea 78: 67-74.
- van der KLAUW, C.J. 1948. Ecological studies and reviews. IV. Ecological Morphology. Bibliotheca Biotheoretica 4: 27-11.
- LAGERQUIST, B.A & ANKNEY, C.D. 1989. Interspecific differences in bill and tongue morphology among diving ducks (Aythya spp., Oxyura jamaicensis). Canadian Journal of Zoology 67: 2694-2699.
- LAUDER, G.V. 1981. Form and function: structural analysis in evolutionary morphology. Paleobiology 7: 430-442.

- LAUDER, G.V. 1990. Functional morphology and systematics: Studying functional patterns in an Historical context. Annual Review Ecology and Systematic 21: 317-340.
- LAUDER, G.V. 1991. Biomechanics and evolution: integrating physical and historical biology in the study of complex systems. En Rayner, J.M.K. & Wooton, R.J. (Eds.) Biomechanics in evolution. SEB Seminar Series 36. Cambridge University Press.
- LEDERER, R.J. 1975. Bill size, food size and jaw forces of insectivorous birds. Auk 92: 385-387.
- LEDERER, R.J. 1984. A view of avian ecomorphological hypothesis. Ökologie der Vögel 6:119-126.
- LEISLER, B. 1980. Morphological aspects of ecological specialization in bird genera. Oekologie der Vögel 2: 199-220.
- LEISLER, B. & WINKLER, H. 1985. Ecomorphology. En: JOHNSTON, R.F. (Ed.): Current Ornithology vol. 2. Plenum Press, New York.
- LIFJELD, J.T. Prey selection in relation to body size and bill length of five species of waders feeding in the same habitat. Ornis Scandinavica 15: 217-226.
- LOSOS, J.B. 1990a. Ecomorphology, performance capability, and scaling of West Indian Anolis lizards: An evolutionary analysis. Ecological Monographs 60: 369-388.

- LOSOS, J.B. 1990b. The evolution of form and function: morphology and locomotor performance ability in West Indian Anolis lizards. Evolution 44: 1189-1203.
- MacARTHUR, R.H. 1958. Population ecology of some warblers of Northeastern coniferous forests. Ecology 39: 599-619.
- MacNALLY, R.C. & DOOLAN, J.N. 1986. Patterns of morphology and behaviour in a cicada guild: a neutral model analysis. Australian Journal of Ecology 11: 279-294.
- MALDONADO, A. 1977. Introducció geològica al delta del Ebro. Treballs de la Institució Catalana d'Història Natural. Els sistemes naturals del delta de l'Ebre 8: 7-45.
- MARCUS, L. 1990. Traditional morphometrics. En Rohlf, F.J. & Bookstein, F.L. (Eds.) Proceedings of the Michigan Morphometrics Workshop. Special Publication No. 2. The University of Michigan Museum of Zoology.
- MARSH, R.L. 1988. Ontogenesis of contractile properties and sprint performance in the lizard Dipsosaurus dorsalis Journal of Experimental Biology 137: 119-139.
- MARTINEZ-VILALTA, A. 1984. La invernada de limícoles en el Delta del Ebro. Tesina. Universiad de Barcelona.
- MARTINEZ-VILALTA, A. 1985. Descripción de la comunidad de limícoles invernante del Delta del Ebro. Doñana Acta Vertebrata 12: 211-29.
- MARTINEZ-VILALTA, A. 1988. La importancia del Parque Natural

- del Delta del Ebro. En Federación de Amigos de la Tierra (Eds.) Zonas húmedas Ibericas. Ponencias de las II Jornadas Ibéricas sobre estudio y protección de las zonas húmedas. El Centre Verd. Diputación de Valencia.
- MARTINS, E.P. & GARLAND, T. 1991. Phylogenetic analyses of the correlated evolution of continuous characters: a simulation study. Evolution 45: 534-557.
- METCALFE, N.B. 1985. Prey detection by intertidally feeding Lapwing. Zeitschrift für Tierpsychologie 67: 45-57.
- MINDELL, D.P. 1992. DNA-DNA hybridization and avian phylogeny. Systematic Biology 41: 126-134.
- MORENO, E. 1991. Musculature of the pelvic appendages of the treecreepers (Passeriformes: Certhiidae): myological adaptations for tail-supported climbing. Canadian Journal of Zoology 69: 2456-2460.
- MORENO, E. & CARRASCAL, L.M. 1993. Leg morphology and feeding postures in four Parus species: an experimental ecomorphological approach. Ecology 74: 2037-2044.
- MORENO, E. & CARRASCAL, L.M. 1994. Ecomorphological patterns for aerial feeding oscines. Biological Journal of the Linnean Society (en prensa)
- MORSE, D.H. 1971. The insectivorous bird as an adaptive strategy. Annual Review in Ecology and Systematics 2: 177-179.

- NEWTON, I. 1967. The adaptive radiation and feeding ecology of some British finches. Ibis 109: 33-98.
- NIEMI, G.R. 1985. Patterns of morphological evolution in bird genera of new world and old world peatlands. Ecology 66: 1215-1228.
- NOON, B.R. 1981. The distribution of an avian guild along a temperate elevational gradient: the importance an expression of competition. Ecological Monographs 51: 105-124.
- PAGEL, M.D. & HARVEY, P.H. 1988. Recent developments in the analysis of comparative data. Quarterly Review of Biology 63: 4113-330.
- PEAKER, M. & LINZELL, J.L. 1975. Salt glands in birds and reptiles. Cambridge University Press. Cambridge.
- PIANKA, E.R. 1986. Ecology and natural history of desert lizards. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.
- PIENKOWSKI, M.W. 1983. Changes in the foraging patterns of plovers in relation to environmental factors. Animal Behaviour 31: 244-264.
- PUTTICK, G.M. 1979. Foraging behaviour and activity budgets of Curlew Sandpipers. Ardea 67: 111-122-
- RECHER, H.F. 1966. Some aspects of the ecology of migrant shorebirds. Ecology 47: 393-407.

- ROHLF, F.J. 1990. Morphometrics. Annual Review Ecology and Systematics 21: 200-316.
- RICHARDSON, F. 1942. Adaptive modifications for tree-trunk foraging in birds. University California Publications Zoology 46: 317-368.
- RICKLEFS, R.E. & COX, G.W. 1977. Morphological similarity and ecological overlap among passerine birds on St. Kitts, British West Indies. Oikos 29: 60-66.
- ROOT, R.B. 1967. The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. Ecological Monographs 37: 317-350.
- ROSENZWEIG, M.L. 1991. Habitat selection and population interactions: the search for mechanism. American Naturalist 137: S5-S28.
- RYLANDER, M.K. The ecological significance of tarsometatarsal length in Sandpipers. Journal für Ornithologie 121: 180-185.
- SCHLIEPER, C. 1971. Physiology of brackish water (Physiological features of life in brackish water). En Remane, A. & Schlieper, C. (Eds.). Biology of brackish water 25: 211-350.
- SCHOENER, T.W. (1965). The evolution of bill size differences among congeneric species of birds. Evolution 40: 221-231.
- SIBLEY, C.G. & AHLQUIST, J.E. 1990. Phylogeny and

- classification of birds. A study of molecular evolution.
Yale University Press. New Haven.
- SIEGEL, S. 1956. Nonparametric statistics for the behavioral sciences. McGraw-Hill, Londres.
- SIEGEL-CAUSEY, D. 1990. Phylogenetic patterns of size and shape of the nasal gland depression in Phalacrocoracidae. Auk 107: 107-118.
- SKADHAUGE, E. 1982. A quantitative survey of salt and water excretion. Comparative Biochemical Physiology 71A: 481-483.
- SOKAL, R.S. & ROHLF, F.J. 1981. Biometry. Freeman, San Francisco, California.
- SPRING, L.W. 1965. Climbing and pecking adaptations in some Northamerican woodpeckers. Condor 67:457-488.
- STAALAND, H. 1967. Anatomical and physiological adaptations of the nasal glands in Charadriiformes birds. Comparative Biochemical Physiology 23: 933-944.
- STORER, R.W. 1945. Structural modifications in the hindlimb in the Alcidae. Ibis 87: 433-456.
- STRAUCH, J.G. 1978. The phylogeny of the Charadriiformes (Aves): a new estimate using the method of character compatibility analyses. Transactions of the Zoological Society of London 24: 263-345.
- STRAUCH, J.G. & ABELE, L.G. 1979. Feeding ecology of three

- species of plovers wintering on the bay of Panama, Central America. Studies in Avian Biology 2: 217-230.
- SUKHANOV, V.B. 1968. General system of symmetrical locomotion of terrestrial vertebrates and some features of movement of lower tetrapods. Nauka Pub. Leningrad (translated into English by Amerind Publishing Co., New Delhi, 1974).
- SWENNEN, C., DE BRUJN, L.L.M., DUIVEN, P., LEOPOLD, M.F. & MARTEJN, E.C.L. 1983. Differences in bill form of the Oystercatcher Haematopus ostralegus, a dynamic adaptation to specific foraging techniques. Netherlands Journal of Sea Research 17: 57-83.
- TECHNAU, G. 1936. Die Nasendrüse der Vögel. Journal für Ornithologie 84: 511-617.
- VOOS, R.S. 1988. Systematics and ecology of ichthyomyine rodents (Muroidea): patterns of morphological evolution in a small adaptive radiation. Bulletin of the American Museum of Natural History 188: 259-243.
- WAINWRIGHT, P.C. 1991. Ecomorphology: Experimental functional anatomy for ecological problems. American Zoology 31: 680-693.
- WALTON, B.M. 1993. Physiology and phylogeny: the evolution of locomotor energetics in hylid frogs. American Naturalist 141: 26-50.
- WALTON, B.M. & ANDERSON, B.D. 1988. The aerobic cost of

- saltatory locomotion in the Fowler's toad (Bufo woodhousei fowleri). Journal of Experimental Biology 136: 273-288.
- WCISLO, W.T. 1989. Behavioral environments and evolutionary change. Annual Review Ecology and Systematics 20: 137-169.
- WIENS, J.A. & ROTENBERRY, J.T. 1980. Patterns of morphology and ecology in grassland and shrubsteppe bird populations. Ecological Monographs 50: 287-308.
- WIKRAMANAYAKE, E.D. 1990. Ecomorphology and biogeography of a tropical stream fish assemblage: Evolution of assemblage structure. Ecology 71: 1756-1764.
- WILLIAMS, E.E. 1972. The origin of faunas. Evolution of lizard congeners in a complex island fauna: a trial analysis. Evolutionary Biology 6: 47-89.
- WILLIAMS, G.C. 1966. Adaptation and natural selection. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.
- WINEMILLER, K.O. 1991. Ecomorphological diversification in lowland freshwater fish assemblages from five biotic regions. Ecological Monographs 61: 343-365.
- WINKLER, H. & BOCK, W.J. 1976. Analyse der Kräfteverhältnisse bei Klettervögeln. Journal für Ornithologie 117: 297-418.
- WHITFIELD, D.R. 1990. Individual feeding specializations of wintering turnstone Arenaria interpres. Journal of Animal

Ecology 59: 193-211.

WOODALL, P.F. 1991. Morphometry, diet and habitat in the kingfishers (Aves: Alcedinidae). Journal of Zoology London 223: 79-90.

WORTMANN, B. 1972. Zur biologischen Anatomie der Hinterextremität von Limikolen. Zeitschrift Wissenschaft für Zoologie 183: 253-349.

ZUSI, R.L. 1967. The role of the depressor mandibulae muscle in kinesis of the avian skull. Proceedings of the United States National Museum 123: 1-28.

ZWEERS, G. 1991. Pathways and space for evolution of feeding mechanisms in birds. En Dudley, E.C. (Ed.) The unity of evolutionary biology. Proc. Inter. Congr. Syst. Evol. Biol. 1990. Discoroides Press. Portland.

7.- CONCLUSIONES

De todo el trabajo anterior se desprenden las siguientes conclusiones:

- La morfología del pico se relaciona principalmente con la conducta de búsqueda del alimento. El alargamiento del pico esta asociado evolutivamente al cambio en el comportamiento de caza visual a caza táctil.
- Existen dos estrategias evolutivas en la conducta locomotora de las aves limícolas relacionadas con la velocidad. Unas especies han alargado los segmentos distales de la pata logrando un incremento en la longitud de la zancada. Otras especies han modificado el sistema esquelético-muscular consiguiendo un incremento en la frecuencia de la zancada.
- El uso de ciertos microhábitats determinados por la profundidad de agua en la que se alimentan las limícolas, está correlacionado evolutivamente con el alargamiento en el pico, extremidades posteriores y dedos.
- El uso del hábitat está asociado a lo largo de la evolución a

la adquisición y desarrollo de un sistema de excreción de sal, las glándulas supraorbitales.

- Las aves limícolas han sufrido modificaciones morfológicas que pueden considerarse adaptativas. Estas modificaciones están asociadas a cambios comportamentales, que a lo largo de la evolución han permitido a este grupo de aves explotar óptimamente los ambientes costeros que ocupan, utilizando de forma diferente los recursos disponibles tal y como predice la hipótesis ecomorfológica.